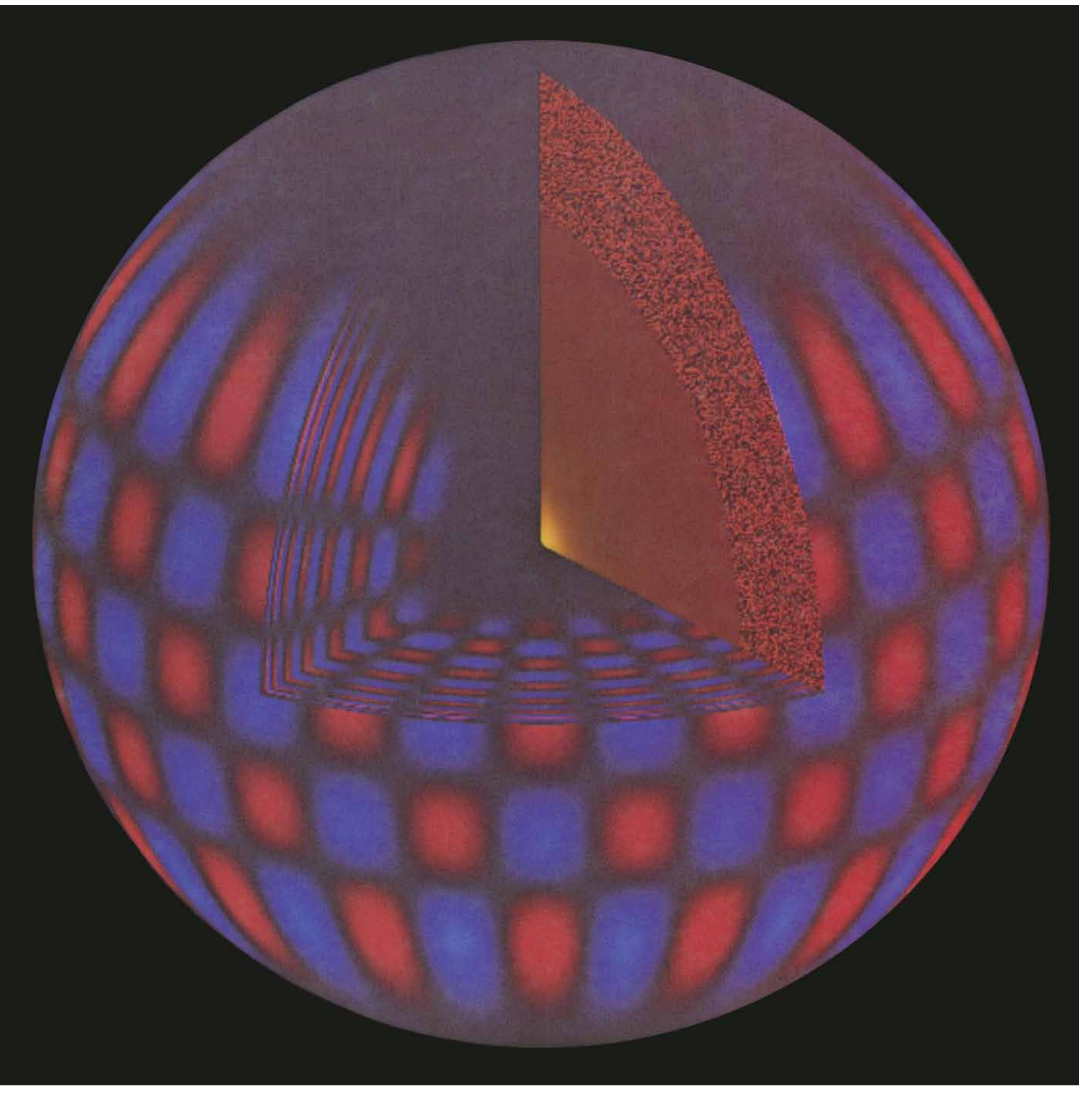
INVESTIGACION Y CIENCIA

Edición en español de SCIENTIFIC AMERICAN



ONDAS SONORAS EN EL SOL

Noviembre 1985

400 PTAS.

Los espacios en gris
corresponden a publicidad
en la edición impresa

Número 110
Noviembre 1985

INVESTIGACION Y CIENCIA

Edición en español de SCIENTIFIC AMERICAN

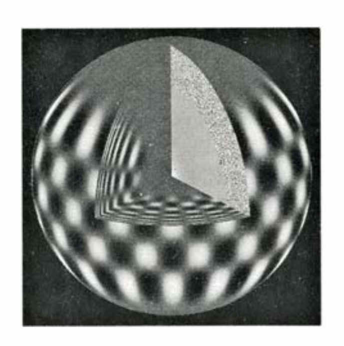
Colaboradores de este número:

Asesoramiento y traducción:

Josep-Enric Llebot: *Suspensión de la producción de material fisionable*; Esteban Santiago Calvo: *Oligosacarinas*; Ramón Fontarnau y F. E. Lynd: *Organización compartimentada del aparato de Golgi*; Quira Cadenas y Eduardo Cadenas: *Catalizadores bimetálicos*; Joandomènec Ros: *Una araña saltadora que teje*; Natividad Sánchez Sáinz-Trápaga: *Lapsus linguae*; Luis Bou: *Juegos de ordenador*; J. Vilardell: *Taller y laboratorio.*

Libros:

Francisco Domínguez del Brío, Antonio Prevosti, Miguel de Guzmán, Angel Guerra y Francisco R. Adrados.



PORTADA

La imagen de la portada, generada por ordenador, representa una onda tridimensional resonando en el interior del Sol. Como las ondas sonoras que se propagan a través de la atmósfera, las acústicas solares se mueven a través del medio gaseoso solar mediante compresiones y dilataciones alternantes. Al mismo tiempo, imparten movimiento a los gases solares: las regiones que aparecen en rojo se están alejando respecto al observador, mientras que las regiones en azul se están acercando. Aunque tales ondas resuenan profundamente en el interior, originan también oscilaciones en la superficie que se pueden detectar desde la Tierra (véase "Heliosismología", por John W. Leibacher, Robert W. Noyes, Juri Toomre y Roger K. Ulrich, en este mismo número). La temperatura, composición y movimientos en las profundidades del Sol influyen en la frecuencia de oscilación. De ahí que los movimientos nos hablen de las condiciones reinantes en el interior del Sol, cuyas distintas regiones aparecen en una cara del corte.

Suscripciones:
Prensa Científica, S. A.
Calabria, 235-239
08029 Barcelona (España)
Teléfono 322 05 51 ext. 33-37

Condiciones de suscripción:
España:
Un año (12 números); 4400 pesetas
Extranjero:
Un año (12 números): 33 U.S. $
Ejemplar atrasado ordinario:
400 pesetas
Ejemplar atrasado extraordinario:
500 pesetas

Distribución para España:
Distribuciones de Enlace, S. A.
Bruch, 49 - 08009 Barcelona

Distribución para los restantes países:
Editorial Labor, S. A.
Calabria, 235-239 - 08029 Barcelona

Publicidad:
Madrid:
Gustavo Martínez Ovin
Avda. de Moratalaz, 137 - 28030 Madrid
Teléfonos 430 84 81 - 437 12 91
Cataluña:
Lourdes Padrós
Manuel Girona, 61, 2.° - 08034 Barcelona
Teléfono 204 45 83

Controlado por O.J.D.

PROCEDENCIA DE LAS ILUSTRACIONES

Ilustración de la portada de John W. Leibacher y John Harvey, National Solar Observatory

Página	Fuente
13	Andrew Tomko (*arriba*) Departamento de Energía de los Estados Unidos (*abajo*)
14-18	Allen Beechel
19	Urenco, Holanda
23	James Kilkelly
24-25	Ian Worpole
26	W. C. Livingston, National Solar Observatory (*arriba*); James Kilkelly (*abajo*)
27	Ian Worpole
28	James Kilkelly
29-32	Ian Worpole
35	Kiem Tan Thanh Van, Laboratorio del Phytotron, Gif-sur-Yvette, Francia
36-40	Ilil Arbel
42	Kiem Tran Thanh Van
49	© Don Fawcett y Daniel S. Friend, Science Source/Photo Researchers, Inc.
50-53	Patricia J. Wynne
54	William G. Dunphy y James E. Rothman, Universidad de Stanford
56-58	Patricia J. Wynne
60	James E. Rothman
65	E. B. Prestridge, Exxon Research and Engineering Company
66-70	Andrew Christie
72	L. Lampert, Imperial Oil
75	Mantis Wildlife Films, Animals Animals
76	Tom Prentiss
77	Rainer Foelix (*arriba*), Tom Prentiss (*abajo*)
78-79	Tom Prentiss
80-82	Robert R. Jackson, Universidad de Canterbury
85-88	Jerome Kuhl
93	Mercè Durfort, Departamento de microscopía electrónica, Universidad de Barcelona
94	Ricardo Génova y J.-R. Lacadena
95	J.-R. Lacadena
96	Ricardo Génova y J.-R. Lacadena
97	J.-R. Lacadena
98-99	Ricardo Génova y J.-R. Lacadena
100-101	J.-R. Lacadena
102	Ricardo Génova y J.-R. Lacadena
104-105	Ilil Arbel
106-107	AT&T Bell Laboratories
110	Quesada/Burke
111	Quesada/Burke (*arriba*) Michael Goodman (*abajo*)
112-115	Michael Goodman

ISSN 0210-136X
Dep. legal: B. 38.999-76
Fotocomposición Tecfa, S.A.
Pedro IV, 160 - 08005 Barcelona
Fotocromos reproducidos por GINSA, S.A.
Gráfica Elzeviriana, S.A.
Nápoles, 249 - Tel. 207 40 11
08013 Barcelona
Printed in Spain - Impreso en España

Los autores

FRANK VON HIPPEL, DAVID H. ALBRIGHT y BARBARA G. LEVI ("Suspensión de la producción de material fisionable") son físicos del Centro de Estudios Ambientales y de la Energía (CEES) de la Universidad de Princeton. Von Hippel se licenció en física por el Instituto de Tecnología de Massachussetts, doctorándose en física teórica por la Universidad de Oxford. Presidió la Federación de Científicos Americanos (FAS) y hoy pertenece al consejo directivo del *Bulletin of the Atomic Scientist.* Albright trabajó en la CEES y en la oficina de Washington de la FAS. Licenciado en matemáticas por la Universidad de Wright y en física por la de Indiana fue asesor del Instituto de Política Ambiental y posteriormente enseñó física en la Universidad George Mason. En 1983 se incorporó a la FAS y, en 1984, se afilió al CEES. Levi se formó en el Carleton College; es doctora por la Universidad de Stanford. Redactora desde 1969 de *Physics Today,* dictó cursos de matemáticas y física, desde 1970 hasta 1976, en la Universidad Fairleigh Dickinson; de 1977 a 1981 fue profesora de física del Instituto de Tecnología de Georgia.

JOHN W. LEIBACHER, ROBERT W. NOYES, JURI TOOMRE y ROGER K. ULRICH ("Heliosismología") investigan la estructura física del Sol. Leibacher es astrónomo del Observatorio Solar de los Estados Unidos. Formado en la Universidad de Harvard, trabajó en diversos laboratorios astrofísicos, entre ellos el Laboratorio de Physique Stellaire et Planétaire, de Francia, antes de acceder a su actual cargo, en 1983. Noyes es profesor de astronomía de Harvard y astrofísico del Observatorio Astrofísico Smithsoniano. Licenciado por el Haverford College (1957), se doctoró por el Instituto de Tecnología de California en 1963. Desde 1962, cuando ingresó en el cuerpo docente de Harvard, ha estado agregado al Observatorio Smithsoniano, cuyo centro de astrofísica dirigió desde 1973 hasta 1980. Es codescubridor de la "oscilación de cinco minutos" del Sol. Toomre enseña en la Universidad de Colorado en Boulder, a cuyo Instituto de Astrofísica pertenece. Cursó estudios en el Instituto de Tecnología de Massachussets y en Cambridge, donde se doctoró en 1967. Ulrich es catedrático de astronomía de la Universidad de California en Los Angeles (UCLA). Formado en Berkeley, investigó sobre los neutrinos solares en el Instituto de Tecnología de California antes de su ingreso en UCLA.

PETER ALBERSHEIM y ALAN G. DARVILL ("Oligosacarinas") acaban de ocupar las plazas de director y subdirector, respectivamente, del recién creado Centro para la Investigación de Carbohidratos Complejos de la Universidad de Georgia. Albersheim se licenció en patología vegetal por la Universidad de Cornell en 1956, recibiéndose de doctor en bioquímica por el Instituto de Tecnología de California en 1959. Tras cinco años de docencia en la Universidad de Harvard se incorporó a la de Colorado en Boulder, alcanzando la cátedra de biología molecular, celular y del desarrollo en 1970. Darvill se licenció en biología vegetal por el Politécnico de Wolverhampton en 1973; es doctor en fisiología vegetal por el Colegio Universitario de Gales (1976); desde ese año, y hasta su reciente nombramiento en Georgia, ha permanecido en la Universidad de Colorado.

JAMES E. ROTHMAN ("Organización compartimentada del aparato de Golgi") enseña bioquímica en la Facultad de Medicina de la Universidad de Stanford. En 1976 se doctoró por la Facultad de Medicina de Harvard. Tras dos años de becario del Instituto de Tecnología de Massachusetts ingresó en el cuerpo docente de Stanford.

JOHN H. SINFELT ("Catalizadores bimetálicos") es asesor científico de la compañía Exxon. Tras licenciarse en ciencias (1951) por la Universidad estatal de Pennsylvania, se trasladó a la de Illinois en Urbana-Champaign, por la que es doctor en ingeniería química (1954).

ROBERT R. JACKSON ("Una araña saltadora que teje") es catedrático del departamento de zoología de la Universidad de Canterbury, Nueva Zelanda. Nació y se educó en los Estados Unidos, donde investigó en la Universidad estatal de Carolina del Norte y se doctoró en zoología por la de California en Berkeley, en 1976. Después de dedicar un año a la investigación en el departamento de Salud Mental de Carolina del Norte se trasladó a Nueva Zelanda, donde en la actualidad enseña comportamiento animal y biología evolutiva.

MICHAEL T. MOTLEY ("Lapsus linguae") es profesor de comunicación del departamento de retórica de la Universidad de California en Davis. Cursó los estudios universitarios en Texas, interesándose por la psicolingüística. Preparaba su tesis doctoral sobre comunicación cuando se decidió por los *lapsus* verbales. En 1970 se recibió por la Universidad estatal de Pennsylvania.

JUAN RAMON LACADENA ("Comportamiento cromosómico"), doctor ingenerio agrónomo, es catedrático y director del departamento de genética en la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Complutense de Madrid. Inició su investigación en 1961 como colaborador científico en la Estación Experimental de Aula Dei, del Consejo Superior de Investigaciones Científicas, en Zaragoza, trabajando en citogenética aplicada de cereales. En 1968 pasó a la Universidad Complutense como profesor agregado, accediendo a catedrático en 1971. Con su paso a la universidad sus líneas de investigación se concentraron más en temas de ciencia básica, estudiando diversos aspectos del comportamiento de los cromosomas.

Hace...

José M.ª López Piñero

... cuatrocientos años

Tomé Cano realizó un viaje a Nueva España como "señor y maestre" de la nao *San Juan el Gargarín*. Según los datos de archivo dados a conocer por Enrique Marco Dorta, a su regreso, una crecida del Guadalquivir le obligó a alijar su nao en Sanlúcar, transbordando parte del cargamento. Este consistía principalmente en cueros y palo campeche, el conocido árbol de madera roja, de importancia decisiva en la historia de los colorantes y que entonces se utilizaba, además, para la fabricación de toneles.

Cano fue el primer canario destacado en el campo de la tecnología. Nació hacia 1545 en la isla de Tenerife, seguramente en el puerto de Garachico, en el seno de una familia de marinos. Navegó desde muy joven y en 1569 superó el examen de piloto de la carrera de Indias en la Casa de la Contratación de Sevilla. Realizó numerosos viajes a América y alcanzó un notable prestigio como técnico, por lo que redactó informes sobre cuestiones náuticas a petición del Consejo de Indias y de la misma Casa de la Contratación. El último de ellos fue un "parecer" acerca del viaje que iban a realizar los hermanos García Nodal a los estrechos de Magallanes y Le-Maire (1618).



ARTE

PARA FABRICAR,

FORTIFICAR, Y APAREIAR NAOS

DE GVERRA, Y MERCHANTE;

Con las Reglas de Archearlas: reduzido a toda Cuẽta y Medida: y en grande vtilidad de la Navegacion.

COMPVESTO POR THOME CANO CAPITAN Ordinario por el Rey Nueſtro Señor y ſu Conſejo de Guerra: Natural de las Iſlas de Canaria: y Vezino de Sevilla.

DIRIGIDO A DON DIEGO BROCHERO de Anaya, Prior de Hibernia; Embaxador de Malta: del Conſejo de Guerra de ſu Mageſtad: Comendador de Yebenes: Lugar Teniente del SS. Principe, Gran Prior de San Iuan, y a cuyo cargo eſtà el deſpacho de la Nacion Irlandeſa.

CON PREVILEGIO.

Impreſſo en Sevilla, en Caſa de LVYS Eſtupiñan.

Año de 1611.

Portada del libro de Tomé Cano, primera monografía sobre construcción naval impresa en el mundo.

Cano debe, sin embargo, su relieve histórico a ser el autor del *Arte para fabricar, fortificar y aparejar naos* (1611), primera monografía sobre construcción naval impresa en el mundo. Con anterioridad, Diego García de Palacio había dedicado al tema la cuarta parte o "libro" de su *Instrucción nauthica* (1587) y se había editado una reglamentación legal con el título de *Ordenanzas de fábricas de navíos* (1607); pero la obra del navegante canario fue el primer texto técnico íntegramente consagrado a la cuestión que difundió la imprenta. Para situarla históricamente, conviene recordar que otros tratados semejantes fueron apareciendo a lo largo de las décadas siguientes en Inglaterra (1626), Alemania (1629), Francia (1643), Holanda (1678), etc.

Cano recogió la experiencia técnica acumulada durante más de un siglo por los constructores españoles de naves, "con las reglas de arquearlas, reducido a cuenta y medida". Se apoyó fundamentalmente en el consejo de Lucas Guillén de Veas, "maestro mayor de fábricas de navíos por Su Majestad", y de su hermano Juan de Veas, considerado el mejor ingeniero naval de su tiempo.

Las embarcaciones de esta época pueden agruparse en dos grandes tipos básicos: las galeras, de origen mediterráneo, y el de las naos, de procedencia atlántica. Las galeras utilizaban los remos como elemento fundamental de propulsión, eran de bajo bordo para evitar que éstos tuvieran una longitud excesiva y tenían una forma alargada, dominando la eslora sobre la manga en una proporción aproximada de ocho a uno. En cambio, la nao, tipo de embarcación al que dedica su obra Cano, tenía como elemento propulsor un velamen cuadrado o mixto. Eran de alto bordo y la relación habitual entre eslora y manga era de tres a uno o, a lo sumo, de cuatro a uno en las de forma más afinada. En la proa llevaba una sobrecubierta o castillo de proa; en la popa, otra media cubierta llamada generalmente "tolda", sobre la que se al-

zaba la cámara para el mando. La arboladura media durante el siglo XVI constaba de cuatro palos de proa a popa: botalón, trinquete, mayor y mesana; la colocación de masteleros sobre el mayor y el trinquete se generalizó a lo largo de la centuria. Todos estos palos llevaban vergas en cruz, para aparejar velas cuadradas, con la excepción del mesana, que la tenía dispuesta en diagonal por ser la única destinada a una vela latina. El trinquete y el mayor llevaban cofas para los vigías.

Este tipo atlántico tenía numerosas variantes. La versión militar, manejable y rápida, con potente artillería en las bandas, fue el "galeón", llamado así, según Guillén Tato, "por ser el casco un tanto alargado, como queriendo parecerse a una galera"; su desarrollo estuvo íntimamente unido a la necesidad de defender el tráfico marítimo con América. En cambio, estaba destinada al transporte la "carraca", embarcación pesada y lenta, de alto bordo y gran capacidad de carga, que exigía puertos de bastante fondo. Menos difundidas estaban otras variantes, como las "urcas", de escaso calado y notable capacidad de carga, y las "polacras" y demás miembros menores de la familia. Mención aparte merecen las "carabelas", que habían tenido una gran importancia en la primera etapa de los descubrimientos y cuyas características han sido muy discutidas.

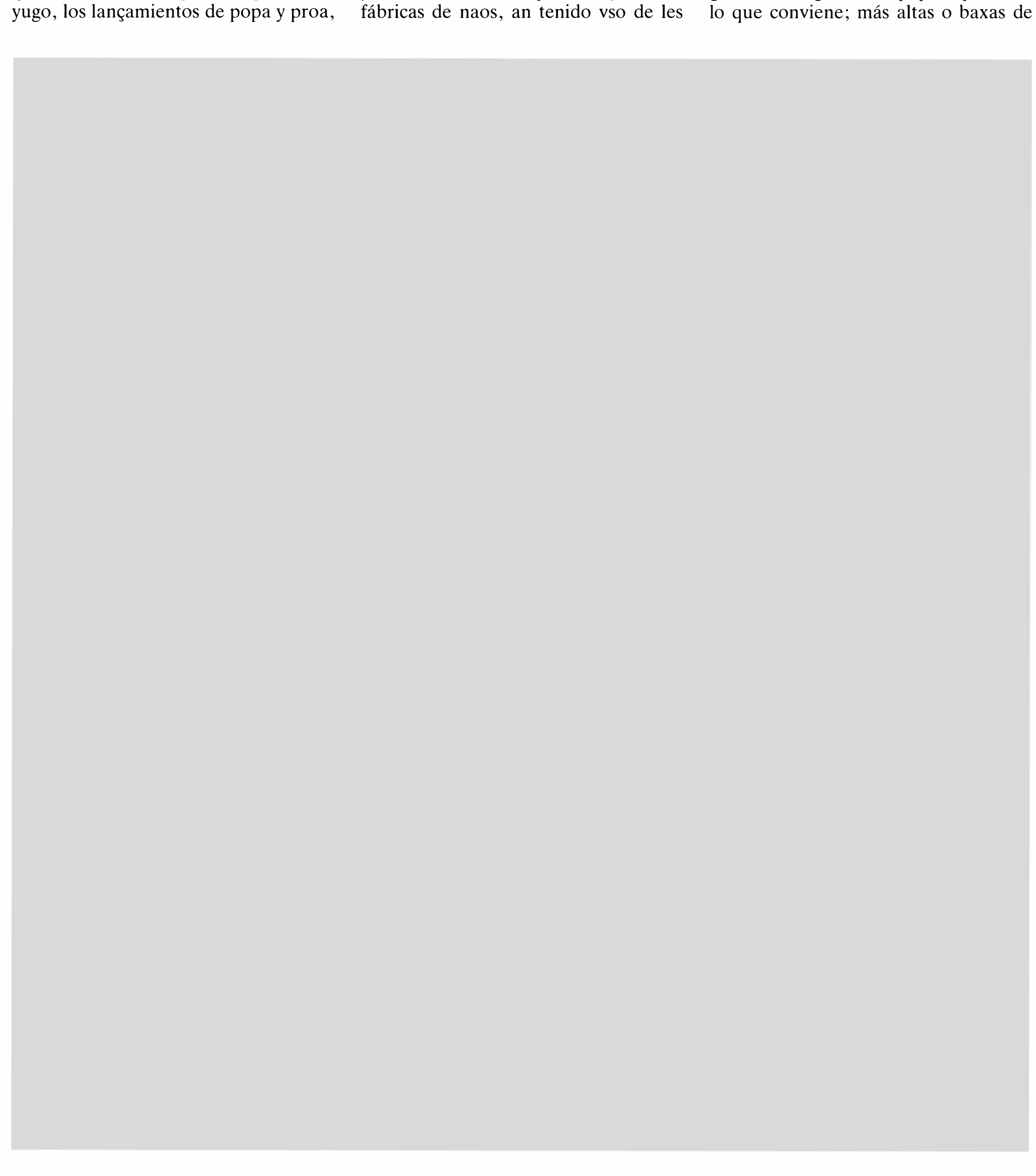
Las "aprobaciones" reglamentarias que lleva el libro de Cano reflejan la conciencia que se tenía de la novedad que significaba su publicación. Una de ellas afirma que es "el primero que, reduciendo a cuenta y medida esta fábrica, ha salido a luz", y en otra el propio Juan de Veas declara que ofrece "la primera forma de fabricar reducida a reglas que hasta hoy se ha inventado". Como muchas otras obras técnicas y científicas de la época, está redactado en forma de diálogo. Incluye cuatro partes o "diálogos", de los cuales el primero es una especie de introducción que se ocupa "del antigüedad del navegar, y de los navíos, y cuales se han tenido hasta hoy por de mejor fábrica y que hombres por mejores marineros". En él destaca el origen ibérico, y en especial portugués, del nuevo arte de navegar; "Aunque más se tengan y cuenten los italianos marineros, sónlo tan solamente para su mar de Italia, y así no se pueden igualar ni aún contar por marineros delante de los españoles que lo son, porque demás que no tienen curso ni aún curiosidad en el marear, no son marineros de altura, ni navegan por regla ni cuenta, que por ser sus navegaciones cortas no tienen necesidad de ciencia, ni de comunicarse con el Sol, Luna y estrellas, ni de usar de otras reglas convenientes a la navegación de que usan y están muy diestros los marineros españoles, portugueses y andaluces con particular primor y excelencia sobre todas las naciones del mundo. Las de los franceses, ingleses y holandeses... son marineros de ayer acá y lo que saben lo deben a los portugueses, que los han instruido y sacado a navegar en alta mar y en provincias remotas".

El segundo "diálogo", el más largo e importante de la obra, trata de la "buena y perfecta fábrica que las naos de guerra y merchante deben tener y de la fortificación que pueden llevar". En tres puntos cifra Cano dicha "buena fábrica": "Lo primero que se ofrece y que ay que saber para que vna nao tenga buen fundamento en toda su fábrica, cuerpo y cosas que le convienen, es la manga que a de tener, pues de ella, como de medida la más principal, se an de sacar y se an de formar las demás que a de tener para la buena proporción que en los tamaños y en la grandeza a de llebar, para que saliendo de todo punto acabada, salga también

de todas mañas buena y en su hechura proporcionada.

"Lo segundo, que para que a vna nao se le den las medidas que le convienen para su buena y perfecta fábrica, y las que a menester llevar para que salga del porte que se pidiere y pretendiere que tenga, es cosa necessarísima que el fabricador o maestro de ella sea aritmético y sepa archear naos, para que sabiéndolo pueda y sepa darles sus medidas, sacando de la manga y su tamaño todos los que an de tener la quilla, la eslora, el plan, el puntal, el yugo, los lançamientos de popa y proa, los delgados, el timón, los árboles, las vergas, las gavias, las velas, la barca y el porte de la nao, del qual a de salir el ancla y el cable, teniendo en fin la manga por el fundamento de toda la fábrica y por imperfecta la nao que no fuere fabricada por la cuenta de estas medidas, sin la qual sacará del astillero muchas faltas experimentadas quando ya en su navegación no se puedan remediar.

"Lo tercero que ay que saber es que todos los maestros españoles, italianos y de otras naciones que manijan estas fábricas de naos, an tenido vso de les dar a un codo de manga, dos de quilla; a otro de manga, tres de eslora; y a tres codos de manga, uno de plan; y el puntal a tres quartos del qual la mayor parte de las naos sacan y salen y an salido hasta aora con muchas imperfecciones, faltas y defectos, por ser hechas y fabricadas sin aquella cuenta y medida que les pertenece, no se la sabiendo dar en los tamaños que an de llevar conforme a los de la manga; de lo qual nace que muchas salgan mal formadas y mal proporcionadas, más gruesas o angostas de popa a proa, de lo que conviene; más altas o baxas de



puntal de lo necesario; más cortas o largas de quilla de lo importante; más cerradas o abiertas de manga de lo conveniente; y con más o menos plan de lo que an menester. Con que vnas vienen a ser malas de mar en través; otras malas de sustén de vela y de gobierno. Otras a demandar mucha agua, en que se corre tanto riesgo y peligro al entrar por las barras de los puertos, al pasar por los baxos de los ríos y al correr por los de la mar; otras a cabecear mucho y ser malas de mar por proa, y otras malas de mar al anca; y tener otras semejantes faltas bien experimentadas de los marineros. Teniendo también faltas en los árboles y en las vergas, por ignorar assí mismo el largo y el grueso que an de tener conforme a la manga, que es la que da el sustén a la nao, y de donde, como e dicho, salen las principales medidas della, descuydándose muchas vezes los maestres, pilotos y contramestres en dexarle hazer el carpintero los talos árboles y vergas, de que algunos ignoran muchas vezes las medidas, haziéndolos no con otra ni con más cuenta ni razón de lo que es su parecer y antojo, o haziendo semejante cuenta: la nao de fulano, que es del porte de ésta, tiene tantos codos de árbol y tantos de verga, démosle otro tanto como a ella; sin reparar en lo que su nao podrá sustentar conforme a la manga". Además de un estudio general, este diálogo incluye epígrafes sobre medidas y tamaños de "árboles, masteleos, vergas y gavias", otros acerca de las velas, anclas y cables, y un amplio capítulo en torno a la "fortificación de naos".

El tercer diálogo está dedicado al "archeaje de las naos de guerra y merchante reduzido a toda cuenta y medida". El arqueo se hacía en la época en "toneladas", que Cano define como "medida de la carga que hace la nao… que hace y es dos pipas". Estas dos pipas o toneles equivalían a poco más de seiscientos kilogramos, por lo que los barcos de quinientas a setecientas toneladas de los que habla eran de entre trescientas y cuatrocientas cincuenta de las actuales.

El cuarto y último diálogo recapitula los anteriores e incluye "una lista y catálogo de todos los nombres y vocablos marítimos que se contienen en el discurso de esta materia, con declaración de ellos por el orden del A, B, C".

Como ofrece, además, un duro testimonio de la decadencia de la marina mercante española, que atribuye principalmente a los continuos embargos de barcos de particulares con motivo de empresas militares: "Que esto sea verdad no nos lo negarán los que aora veynte y cinco años conocieron y vieron en España más de mill naos de alto bordo de particulares de ella, que en solo Vizcaya avía más de dozientas naos, que navegavan a Terranova por ballena y bacallao y también a Flandes con lanas; y agora no ay ni aún una. En Galizia, Asturias y Montañas, avía más de dozientos pataxes, que navegavan a Flandes, Francia, Inglaterra y Andaluzía, traginando en sus tratos y mercadurías, y agora no parece ninguno. En Portugal siempre huvo más de quatrocientas naos de alto bordo y de mill y quinientas carabelas y carabelones, entre las quales velas pudo el rey don Sebastián sacar y juntar, sin valerse de las de otras partes, para la infeliz jornada que hizo a Africa, ochocientas y treynta velas, quedando proveydas sus navegaciones de la India, Santhomé, Brasil, Caboverde, Guinea, Terranova y otras diversas partes; no hallándose agora apenas una sola nao de particulares en todo aquel reyno, sino algunas carabelas de poca consideración. En Andaluzía teníamos más de quatrocientas naos, que más de las duzientas navegavan a la Nueva España y Tierra Firme, Honduras e islas de Varlovento, donde en una flota yvan sesenta y setenta naos. Y las otras duzientas navegavan por Canarias a las mesmas Indias, a sus islas y otras navegaciones, cargadas de vinos y mercadurías, con grande utilidad y acrecentamiento de la Real Hazienda y sus muchos derechos y con mayor beneficio de todos sus vasallos. E ya (cosa cierto dignísima de grave sentimiento) todo se a apurado y acabado como si de propósito se huvieran puesto a ello, lo qual a nacido de los daños de los dueños de las naos que se an representado, causados de los perjudiciales e ymportunos embargos que se an hecho y hazen. Siendo lo peor, y que demanda grande consideración y aún reparo muy breve, que todo el aprobechamiento a venido a parar (dentro de España y aún fuera della) en los de naciones estrangeras, que con sus libres, sueltos y muchos nabíos, en que por falta de los nuestros an crecido más, corren, navegan, sulcan y andan por todos los mares, y por todos los puertos de España y mayor parte del mundo libremente y no tan atados a vna flota de cada año y a una sola carrera, en que estamos reduzidos con tan apretado trato y navegación peligrosa de cossarios y continuos enemigos, tan poderosos, tan engrossados y enriquecidos de los fructos y thesoros de España, que ellos solos tratan, sacan y estiran de ella con mayor sed, que la sanguisuela saca la sangre de las venas."

Suspensión de la producción de material fisionable

Un alto en la producción de ciertos componentes de las armas nucleares resultaría muy fácil de verificar. Contribuiría a un control más estrecho de los arsenales almacenados por norteamericanos y soviéticos

Frank von Hippel, David H. Albright y Barbara G. Levi

Pronto será imposible que se alcancen acuerdos sobre el control de las armas nucleares basados, como los SALT II, en recuentos verificables del número de misiles y de otros ingenios de guerra. La vulnerabilidad de las armas estratégicas como consecuencia de la precisión de los sistemas de guía remota ha estimulado el giro hacia el desarrollo de misiles balísticos pequeños y móviles, como el Midgetman presentado por los Estados Unidos, de casi imposible detección. Los misiles crucero y otras armas nuevas se han diseñado dotadas de capacidad para transportar explosivos convencionales y nucleares, impidiendo así un cómputo exacto del número de ojivas dispuestas para su lanzamiento.

Se necesita, pues, un nuevo enfoque que complemente los métodos de recuento del número de vehículos capaces de transportar armas nucleares. Para ello, sugerimos una nueva lectura de una de las más antiguas propuestas sobre restricción del crecimiento de los arsenales nucleares: un acuerdo que suspenda la producción de las materias fisionables necesarias para la fabricación de esa clase de armamento.

Cada arma nuclear contiene como mínimo algunos kilogramos de materia fisionable capaz de reaccionar en cadena. La fisión de un kilogramo de uranio 235 destruyó Hiroshima. Nagasaki fue arrasada por la fisión de un kilogramo de plutonio 239. El desarrollo de las bombas termonucleares o "bombas de hidrógeno" durante los inicios de la década de los 50 no eliminó la necesidad de los materiales fisionables, ya que tales armas requieren una explosión de fisión previa que desencadene la reacción de fusión del hidrógeno.

Por ser la materia fisionable un ingrediente esencial de todas las armas nucleares, la suspensión de su producción significaría un límite máximo en el número de tales ingenios que podrían fabricarse. Por tanto, desde la invención de las armas nucleares, las propuestas de una suspensión de la producción de materias fisionables han estado en el orden del día de las conversaciones internacionales sobre control de armamento.

Entre 1956 y 1969, los EE.UU. plantearon repetidamente esta interrupción como una opción independiente para el control de armamentos. Las respuestas por parte soviética no fueron muy alentadoras, quizá porque en aquella época el número de cabezas nucleares de la URSS era considerablemente inferior al norteamericano. Sin embargo, al comienzo de los 80, ambos arsenales eran ya equiparables, y en 1982 el ministro ruso de Asuntos Exteriores Andrei Gromyko indicaba que "el corte de la producción de materias fisionables destinadas a la elaboración de armas nucleares" podía constituir una de las etapas iniciales de un programa de desarme nuclear.

La suspensión de la producción de materias fisionables entraría, pues, a formar parte de cualquier paquete más ambicioso de propuestas de desarme y de refuerzo mutuo del control de armamento. En este orden, para que tenga sentido cualquier acuerdo que congele o reduzca el número de cabezas nucleares, debe aportar garantías sobre la interrupción de la producción de nuevas cabezas nucleares.

Suspensión que serviría, además, para otro propósito. La continua producción de materias fisionables destinadas a armamento nuclear por parte de las superpotencias pone en entredicho sus esfuerzos para desalentar la realización de actividades parecidas por parte de otras naciones. Durante los años 50 y 60, las propuestas de los EE.UU. para la interrupción de la producción de materias fisionables iban a menudo ligadas a los esfuerzos por persuadir a los estados no nuclearizados de que dieran soporte al Tratado de no proliferación. Este tratado entró en vigor en 1970 y, desde entonces, ha sido firmado por más de 100 estados. Que los EE.UU y la URSS, naciones inspiradoras del tratado, no hayan conseguido controlar su carrera de armamentos ha provocado reacciones de insatisfacción del tratado cada vez más fuertes por parte de los estados sin armas nucleares, expresadas durante las conferencias de revisión de los años 1975 y 1980. La tercera conferencia de revisión, correspondiente al año en curso, se ha encontrado con dificultades mayores.

Un acuerdo de las superpotencias que detuviera la producción de materias fisionables apropiadas para armamento nuclear abarcaría tanto los intereses de la no proliferación como los del control de armamento. Nos proponemos exponer aquí algunos de los fundamentos técnicos necesarios para una discusión pública constructiva de la posibilidad de tal suspensión.

Para iniciar semejante análisis hay que empezar por conocer la naturaleza y la disponibilidad de los propios materiales fisionables. El uranio 235 es el único isótopo fisionable que existe en la naturaleza en cantidades apreciables. Sin embargo, no se encuentra en una forma que pueda usarse directamente en la elaboración de las armas nucleares. De una muestra típica de uranio natural, sólo el 0,7 por ciento es U-235. El 99,3 por ciento restante es uranio 238, isótopo más pesado que no puede experimentar una reacción en

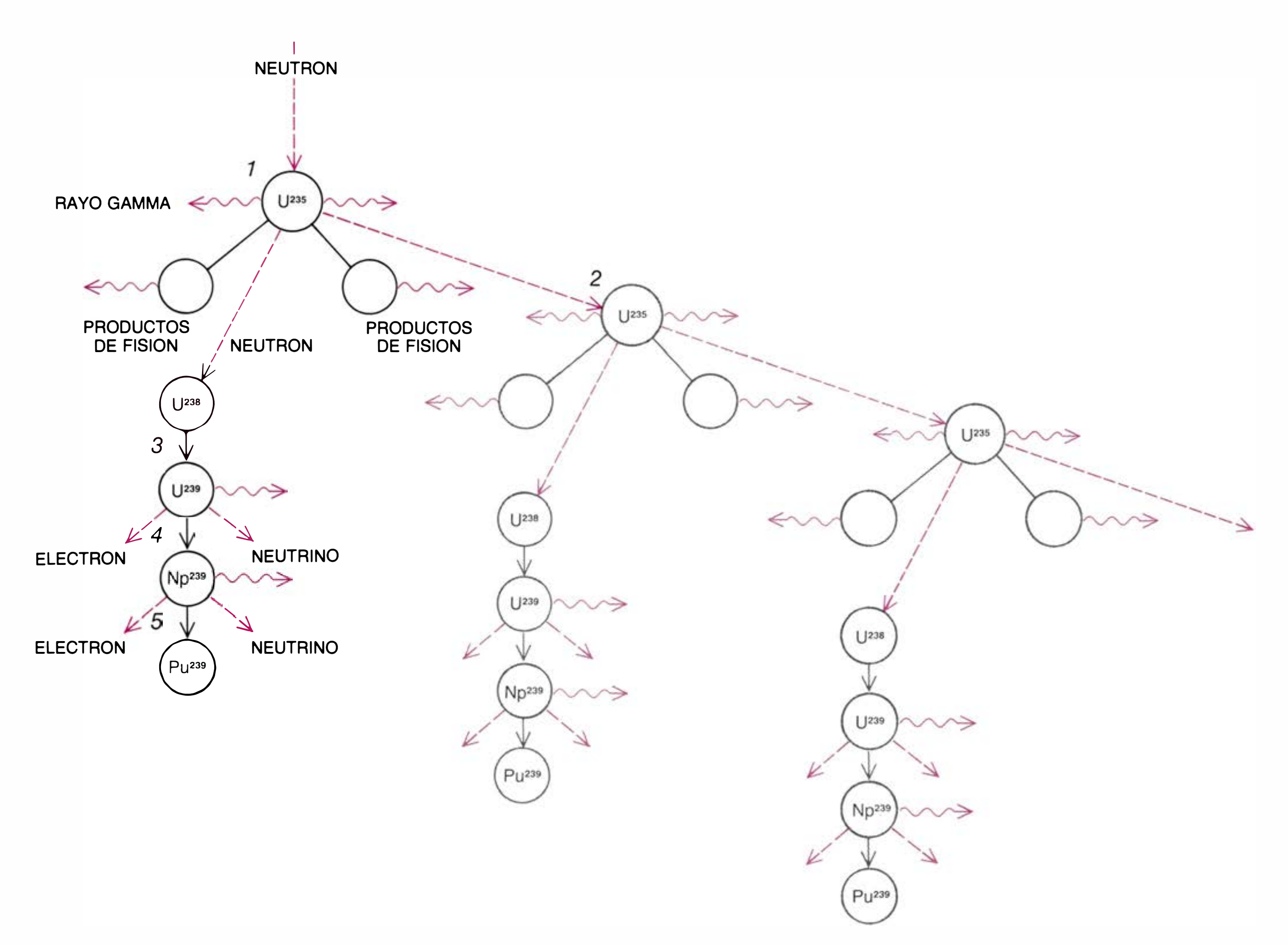
1. IMAGENES EN EL INFRARROJO TERMICO ayudarían al control del cumplimiento de una prohibición de la producción de materias fisionables con fines militares. Las fotografías que se muestran aquí revelan los vertidos de agua caliente procedentes de dos reactores productores de plutonio en el río Savannah. En la representación en falso color, los cauces de agua caliente van en rojo y en naranja; el fondo más frío se representa en azul y en gris. Los cauces tienen aproximadamente 100 metros de ancho hasta llegar a una marisma, donde uno de ellos se disemina en un delta de 1500 metros de ancho. Estas imágenes fueron tomadas desde un avión que volaba a una altitud de 1,2 kilómetros. Imágenes similares obtenidas desde satélites podrían detectar reactores ocultos.

cadena. Para formar parte de una arma práctica hay que enriquecer el uranio hasta que contenga como mínimo un 20 por ciento de U-235. El uranio apropiado para el armamento nuclear de los EE.UU. contiene más del 90 por ciento de U-235.

Una de las técnicas mediante las que se consigue este grado de enriquecimiento se desarrolló durante los albores de la historia del programa de armamento nuclear de los EE.UU. Denominada difusión gaseosa, consiste en la difusión de hexafluoruro de uranio (compuesto gaseoso que contiene uranio) a través de una sucesión de miles de barreras porosas. Durante las décadas de los años 40 y 50 los EE.UU. construyeron tres plantas de enriquecimiento por difusión en Tennessee, Kentucky y Ohio. Al comienzo de la década de los 60, durante el período máximo de la producción de los EE.UU., estas instalaciones produjeron unas 80 toneladas métricas anuales de uranio para armamento nuclear, suficientes para abastecer miles de armas.

En 1964, los EE.UU. disponían de tantas existencias de material fisionable que el presidente Lyndon B. Johnson decidió detener la producción, aduciendo que "ni siquiera a falta de acuerdo debemos almacenar armas por encima de nuestras necesidades ni buscar un exceso de poderío militar que pudiera resultar tan provocativo cuan ruinoso". Desde entonces, el complejo de enriquecimiento de uranio de los EE.UU. ha producido sobre todo uranio "bajamente enriquecido", que sirve de combustible para la mayoría de reactores nucleares. Aunque se ha fabricado uranio altamente enriquecido para su uso en reactores navales, reactores de investigación, algunos reactores de producción de plutonio y unos pocos reactores productores de energía, los EE.UU. no han añadido uranio altamente enriquecido a sus reservas de armas nucleares desde 1964. Todo el uranio apropiado para armamento nuclear usado en los nuevos proyectiles proviene de las reservas almacenadas antes de 1964, o bien se ha reciclado a partir de materias procedentes de ingenios ya retirados. Sin embargo, ante el incremento de las demandas asociadas al aumento de armas nucleares, la Administración Reagan ha propuesto reanudar la producción de uranio altamente enriquecido.

En las armas nucleares se usa también otro isótopo fisionable, el plutonio 239. Para formar Pu-239, se bombardea una muestra de U-238 con neutrones en un reactor nuclear [*véase la figura 2*]. Básicamente, los reactores productores de plutonio no difieren de los reactores de las centrales productoras de energía salvo en el fin de su funcionamiento, dirigido a la producción de plutonio que contenga más de un 93 por ciento del isótopo Pu-239,



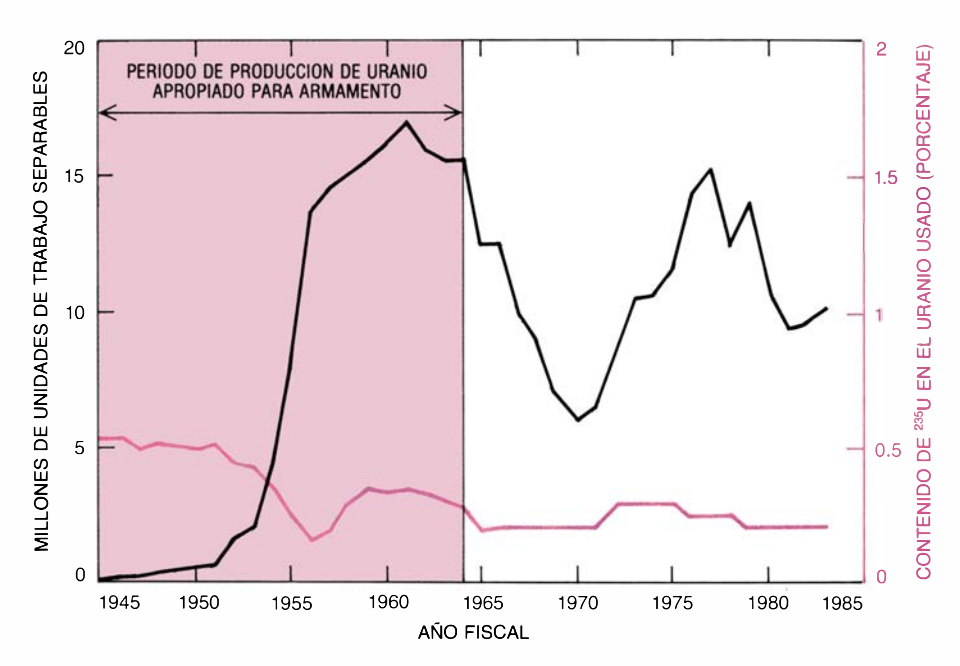
2. REACCION DE FISION EN CADENA que produce plutonio 239 a partir de uranio 235. Al bombardear un átomo de uranio 235 con un neutrón (*1*), se producen átomos de masas intermedias, llamados productos de la fisión, y dos o tres neutrones adicionales. Un neutrón bombardea a otro átomo de uranio 235 (*2*), manteniendo la reacción. Otro es absorbido por un átomo de U-238, convirtiéndolo en U-239 (*3*). El uranio 239 se desintegra en neptunio 239 emitiendo un electrón y un neutrino (*4*). Se produce plutonio 239 cuando el neptunio 239 emite un electrón y un neutrino (*5*). (Esquema de Allen Beechel.)

apropiado para armamento nuclear. Este no es el único grado de enriquecimiento con el que se pueden dotar las armas nucleares, pero es el más idóneo frente a otros grados que contienen porcentajes superiores de isótopos de plutonio más pesados. En los modernos y compactos ingenios nucleares, se prefiere el Pu-239 al U-235, ya que, para producir la explosión de fisión, se necesita una cantidad menor de material: sólo unos pocos kilos.

Durante buena parte del tiempo comprendido entre 1955 y 1964, los EE.UU. mantuvieron en rendimiento 13 reactores fabricadores de plutonio: ocho en Hanford, Washington, y cinco en la zona del río Savannah, Carolina del Sur. Producían en total más de seis toneladas anuales de plutonio, suficientes para abastecer más de 1000 cabezas nucleares.

A lo largo de los ocho años que siguieron a la decisión del presidente Johnson, se fueron cerrando todos los reactores de Hanford y se desactivaron dos de los cinco del río Savannah. Los otros tres siguen funcionanado, junto con un nuevo reactor "ambivalente", cuya construcción terminó en 1964 en Hanford, que genera energía eléctrica y produce plutonio.

Con los nuevos planes de la Administración de producir más de 10.000 nuevas y compactas cabezas nucleares, se han promovido varios proyectos para avivar el ritmo de crecimiento de las reservas de plutonio con fines militares de los EE.UU. Estos proyectos pondrán en marcha de nuevo uno de los reactores del río Savannah desactivados y convertirán en plutonio apropiado para armamento nuclear alguna de las 17 toneladas de plutonio para combustible y para reactores del Departamento de Energía.



3. HISTORIA DEL ENRIQUECIMIENTO DEL URANIO de los EE.UU. Nos ayuda a ofrecer una estimación de la cantidad de materias fisionables almacenada. La actividad del enriquecimiento, ilustrada en negro, se mide en SWU (Separative Work Units). El número de SWU viene a ser proporcional a la energía consumida al entresacar el U-235 del U-238. Estos datos, junto con el porcentaje de "uranio usado" (material desechado después de haberle extraído la mayor parte del U-235) que fue U-235 (*color*), indican que los EE.UU. podrían haber producido unas 750 toneladas métricas de uranio altamente enriquecido antes de la suspensión decretada en 1964. El incremento en la actividad de enriquecimiento que empezó a comienzos de la década de los 70 no se debió a la producción de uranio altamente enriquecido con fines militares, sino al incremento de la producción de uranio de bajo enriquecimiento destinado a las centrales de energía.

¿Cuánto material fisionable almacenan en reserva los EE.UU. y la URSS? Al alcance del público hay suficiente información para permitirnos aventurar estimaciones razonables de las reservas de los EE.UU.; muchísimo menos, en cambio, se sabe del complejo productor de armamento soviético. Sólo nos es dada una estimación aproximada del tamaño de sus reservas de plutonio y apenas los datos públicos rusos nos dejan entrever sus reservas de uranio con fines militares.

De acuerdo con los datos del Departamento de Energía, los EE.UU. han comprado, desde 1944, unas 250.000 toneladas de uranio natural, que supondrían unas 1800 toneladas de U-235. La mejor forma de calcular cuánto de este uranio 235 se ha dedicado a armamento consiste en examinar los comunicados del gobierno que cifran el volumen anual del "trabajo de separación" o de enriquecimiento realizado en el complejo enriquecedor de los EE.UU. y los porcentajes de U-235 desechados en el "uranio usado", subproducto del proceso de enriquecimiento. Utilizando estos datos estimamos que los EE.UU. podrían haber producido aproximadamente 750 toneladas de uranio altamente enriquecido apropiado para armamento nuclear antes del cese de la producción en 1964. Tras estimar las demandas de enriquecimiento de uranio no relacionadas con el armamento a lo largo de 1964 y ulteriores exigencias de uranio altamente enriquecido, llegamos a la conclusión de que en el arsenal de los EE.UU. hay un mínimo de 500 toneladas de uranio para armamento. Thomas B. Cochran y Milton M. Hoenig, del Consejo Nacional de Recursos para la Defensa, han arribado a una cifra semejante.

La cantidad de plutonio de las reservas de los EE.UU. puede estimarse con los datos que acaba de revelar el Departamento de Energía, relativos a la energía térmica generada en sus reactores productores de plutonio desde 1951. La energía térmica producida es directamente proporcional a la cantidad de U-235 que se ha fisionado en estos reactores, que a su vez es proporcional a la cantidad de plutonio obtenida. (De cada kilogramo de U-235 fisionado vienen a salir unos 0,9 kilogramos de plutonio.) Con esta base concluimos que las reservas de los EE.UU. contienen aproximadamente 100 toneladas de plutonio. Cochran y Hoenig han llegado también a una evaluación parecida.

Aunque no se han facilitado datos referentes a las cantidades de plutonio y de uranio altamente enriquecido apropiados para armamento fabricado en la URSS, ni por su gobierno ni por el de los EE.UU., la producción soviética de plutonio puede calcularse a partir de la cantidad de kryptón 85 radiactivo que se ha acumulado en la atmósfera. Este isótopo, que se produce por fisión, lo expulsan las instalaciones que reprocesan el combustible nuclear. También se liberan cantidades bastante pequeñas de este isótopo durante las pruebas de armas nucleares y a través de las fugas del combustible de un reactor. Por no ser químicamente reactivo, el Kr-85 se acumula en la atmósfera, donde se distribuye de un modo casi uniforme dada su larga vida media radiactiva (unos 11 años).

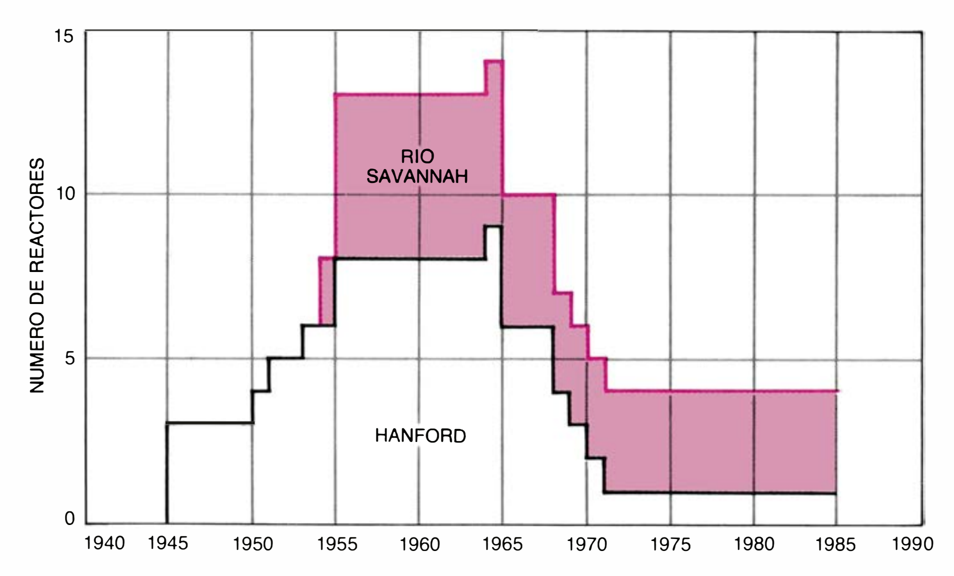
Desde 1954, distintos grupos de in-

vestigadores han realizado mediciones periódicas de la concentración atmosférica de Kr-85 por todo el mundo. Las mediciones más amplias y exactas que se han publicado son las realizadas por Wolfgang Weiss, Albert Sittkus, Helmut Stockburger y Hartmut Sartorius, del Instituto Max Plank de Física Nuclear de Friburgo. Estimando la cantidad de Kr-85 liberado durante todos los ensayos nucleares, así como durante el reprocesamiento de combustible fuera de la URSS, y restando esta cantidad del total de Kr-85 en la atmósfera, se infiere cuánto Kr-85 ha liberado Rusia a la atmósfera [*véase la figura 5*]. Gracias a ello sabemos que durante 1984 la URSS emitió tanto Kr-85 a la atmósfera como los EE.UU. Y si, al igual que en los EE.UU., la mayor parte del Kr-85 soviético procede del reprocesamiento del combustible de reactores productores de plutonio, las cantidades de plutonio existentes en las reservas de ambos países, y el número de sus cabezas nucleares, vendrán a coincidir más o menos. Con una diferencia, el ritmo de producción de plutonio en la URSS es, por lo que se ve, considerablemente mayor que el norteamericano.

Supongamos que las dos superpotencias acuerdan interrumpir la producción de materias fisionables con fines militares. ¿Podría un país verificar adecuadamente que el otro no ha violado el acuerdo? Según los objetivos de nuestro análisis, entenderemos por verificación adecuada la capacidad de detectar en pocos años cualquier actividad clandestina de suficiente entidad encaminada a aumentar las reservas de una de las superpotencias a un ritmo mayor del 1 por ciento anual. Esta restricción o límite tiene su sentido: representa un ritmo de producción de una décima parte del máximo ritmo de producción alcanzado en el pasado. La importancia estratégica de violaciones inferiores sería tan pequeña que resultaría dudoso que las superpotencias optaran por esa ventaja ante el riesgo que implicaría su descubrimiento.

Si tomamos como referencia nuestras estimaciones de las reservas de los EE.UU., un ritmo de crecimiento de un 1 por ciento anual corresponde a la producción de aproximadamente cinco toneladas de uranio apropiado para armas nucleares, o de una tonelada de plutonio. Las violaciones sin detectar, que no traspasaran ese umbral, proporcionarían recursos suficientes para la producción de cientos de ojivas anuales, siendo en términos absolutos bastante significativas e irrelevantes atendiendo al volumen de las reservas existentes.

El problema que plantea la verificación de una suspensión de la producción de materias fisionables, puede dividirse en otros dos subsidiarios: primero, asegurar que no se desvíen cantidades significativas de materias fisionables desde actividades legítimas hacia la producción de armamento; segundo, asegurar que no existan instalaciones bien pertrechadas para la producción clandestina.



4. REACTORES PRODUCTORES DE PLUTONIO que posee los EE.UU. Ese número creció hasta mediados de los años setenta. Tres reactores de Hanford produjeron el plutonio de la bomba arrojada sobre Nagasaki. Dos más estaban en construcción cuando la URSS sometió a prueba su primera arma nuclear en 1949. Poco después se aprobó la construcción de otros tres reactores en Hanford y cinco en el río Savannah. En 1964 terminó la construcción de un reactor "ambivalente", que produce energía eléctrica y plutonio en Hanford. El presidente Johnson decidió suspender la producción de materias fisionables para armas.

Los EE.UU. han dado siempre por supuesto que un acuerdo así debe incluir un sistema de inspecciones "in situ" de las instalaciones que procesan materiales fisionables con fines distintos de la producción de armamento, para asegurarse de que no se desvían cantidades importantes de materiales. Desde 1965, instancias oficiales norteamericanas vienen proponiendo que la inspección se delegara en la Oficina Internacional para la Energía Atómica (OIEA, conocida también por IAEA, de sus siglas en inglés). Esta emplearía técnicas similares a las que utiliza para controlar las materias fisionables en estados que han firmado el Tratado de no proliferación y que se han comprometido a no fabricar armas nucleares.

La verdad es que, dentro de su campaña en favor del Tratado de no proliferación, los EE.UU. se ofrecieron a poner toda su infraestructura nuclear (salvo la que "atañía directamente a la seguridad nacional") bajo el control de la OIEA. En 1980 cristalizó el acuerdo entre los EE.UU. y la OIEA que llevaba a la práctica este ofrecimiento. La Unión Soviética tardó dos años en dar un paso en esa dirección, cuando Gromyko anunció en 1982 que la URSS deseaba colocar algunas de sus instalaciones nucleares pacíficas bajo el control de la OIEA. En marzo pasado concluyó el acuerdo inicial, aunque muy limitado, según el cual la OIEA podrá vigilar una de las dos principales clases de los reactores soviéticos productores de energía. Desgraciadamente, sin embargo, el tipo de reactor que los rusos pusieron en su control no es el que puede utilizarse con mayor facilidad como reactor ambivalente, que produzca tanto energía como plutonio con fines militares.

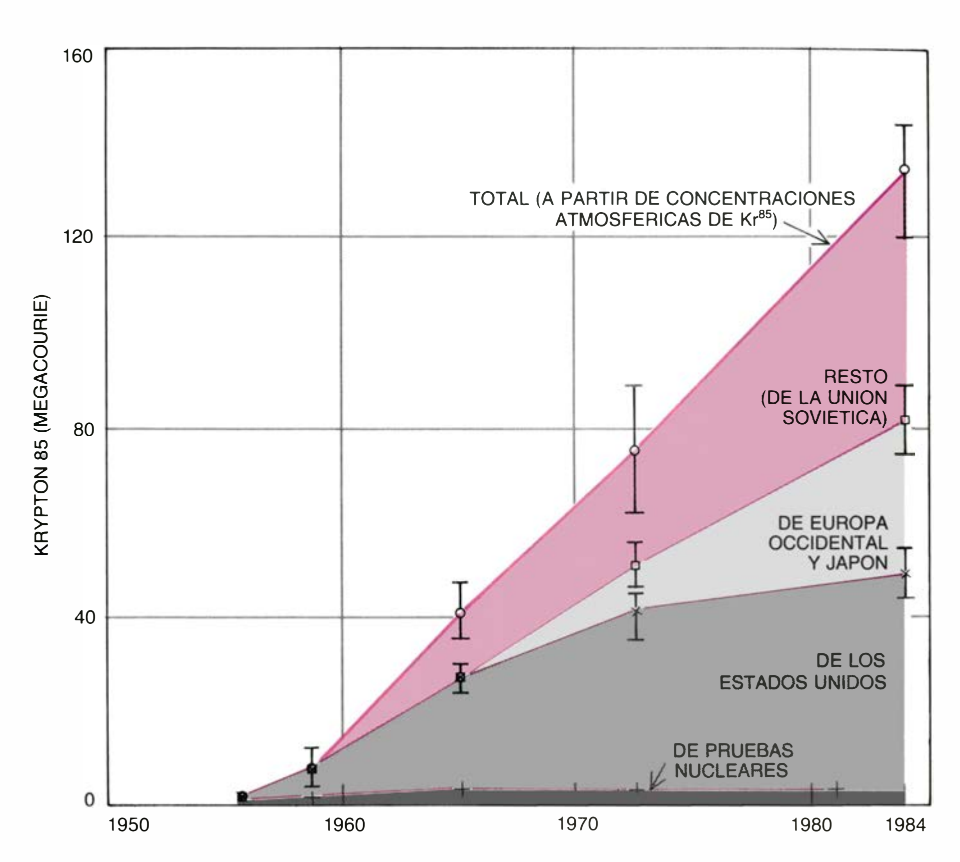
Los controles de la OIEA centuplican varias veces el rigor que se necesitaría para verificar un acuerdo de las superpotencias sobre una interrupcción de la producción de materia nuclear fisionable: están diseñados para detectar en días o meses la desviación de la materia nuclear de una única arma. La OIEA considera significativa la desviación de sólo ocho kilogramos de plutonio o de 25 kilogramos de uranio apropiado para armamento. Por ser ya copiosísimas las reservas nucleares de las superpotencias, las desviaciones de material nuclear deberían multiplicarse por mil para adquirir un significado estratégico potencial. Podría detectarse una desviación inferior, claro está. Los controles de la OIEA deben poder des-

cubrir desviaciones inferiores al 1 por ciento del material fisionable que se mueve a través del sistema nacional de combustible para los reactores nucleares. En un orden comparativo, antes de alcanzar cinco toneladas de U-235 o una tonelada de plutonio anuales, habría que desviar cantidades próximas al 5 por ciento del flujo total en el sistema de energía nuclear de los EE.UU. o bien cercanas al 15 por ciento en el sistema soviético más reducido.

Cumple a los controles de la OIEA confirmar, dentro de una determinada exactitud, que cualquier materia fisionable suministrada o producida en una instalación se encuentra allí, se ha fisionado o se ha transportado a otra instalación bajo control. A este respecto, el problema del seguimiento recuerda al control monetario con que se enfrenta un inspector bancario. Inspectores visitantes de la OIEA comprueban periódicamente la concordancia entre los inventarios reales y los presentados. Se usan medidas de radiación junto con otras medidas no destructivas en puntos de distribución del combustible nuclear, seleccionados al azar, para comprobar que no ha habido sustitución de combustible "falsificado".

La OIEA simplifica su tarea en los lugares de almacenamiento inactivo de la materia fisionable aplicando precintos a prueba de falsificación en los contenedores y en las cámaras, de modo que no sea necesario comprobar su contenido en cada visita. En las áreas de almacenamiento que no pueden precintarse se controlan las actividades sospechosas mediante cámaras a prueba de manipulación. Se han desarrollado sistemas que hacen posible, si es necesario, el control remoto de las imágenes recogidas por estas cámaras en tiempo real.

El ciclo habitual que atraviesa el combustible de los reactores productores de energía en los EE.UU. y en la URSS arranca de la utilización de uranio de bajo enriquecimiento en el combustible puro y termina en el desecho del plutonio del combustible usado. Tal práctica supone otra barrera más para una hipotética desviación de materia fisionable con fines militares. Aun cuando pudiera desviarse suficiente materia fisionable, para convertirla en una forma útil para el armamento, precisaría de un nuevo tratamiento clandestino: el combustible puro de los reactores debería tratarse hasta que alcanzara niveles de enriquecimiento más altos y el combustible usado debería reprocesarse para separar el plutonio de los productos de la fisión, altamente radiactivos. Estos obstáculos persistirán mientras las superpotencias se abstengan de cambiar sus sistemas de energía nuclear a ciclos de combustible que usen plutonio o uranio altamente enriquecido en el combustible puro.



5. EN EL KRYPTON 85 ATMOSFERICO tenemos un indicador de la magnitud de las reservas de plutonio almacenadas en Rusia. Este isótopo lo emiten principalmente las instalaciones de reprocesamiento de combustible nuclear; al no ser químicamente reactivo, permanece en la atmósfera. La curva superior, basada en mediciones pasadas del Kr-85 atmosférico (corregida teniendo en cuenta la desintegración radiactiva), muestra la cantidad total del Kr-85 liberada en todo el planeta a la atmósfera. Las curvas inferiores recogen las estimaciones de los autores acerca de las contribuciones a este total que proceden de pruebas nucleares en todo el mundo y de instalaciones de reprocesamiento fuera de la URSS. El resto (*color*) representa un cálculo de la cantidad de Kr-85 emitido a la atmósfera por las instalaciones de reprocesamiento en el interior de Rusia. Viene a ser parecida a las cantidades producidas por los EE.UU. Probablemente, la mayor parte de estas emisiones norteamericana y soviética proceden de instalaciones productoras de plutonio destinado a usos militares, lo que permite afirmar que las reservas de este material de las superpotencias coinciden.

Bajo una interrupción de la producción de materias fisionables, el U-235 seguiría usándose como combustible no sólo en los reactores de producción de energía, sino también en los reactores de propulsión naval. Los EE.UU. y la URSS tienen más de 100 buques propulsados por reactores nucleares. Los reactores navales de los EE.UU. se alimentan con uranio apropiado para armamento y actualmente se les suministra en torno a cinco toneladas de U-235 anuales. Ya que la potencia total de la marina nuclear soviética viene a ser la que ostenta la norteamericana, y como las naves rusas están en el mar un porcentaje de tiempo mucho menor, es probable que las demandas de U-235 de la flota soviética sean inferiores.

No hay que pensar en que ninguna marina autorice la presencia de observadores internacionales en sus barcos, ni en las instalaciones que producen combustible para sus reactores. Un posible convenio entre las superpotencias a este respecto acordaría la cantidad de U-235 que cada parte estaría autorizada a producir para el abastecimiento de sus reactores navales. Según tal acuerdo hipotético, el U-235 se produciría en plantas controladas, y debería devolverse, a otra instalación controlada, una cantidad equivalente de uranio enriquecido irradiado, después de transcurrido cierto intervalo de tiempo. Estas cautelas velarían por la posible desviación acumulativa de cantidades significativas de U-235 naval para usos armamentísticos.

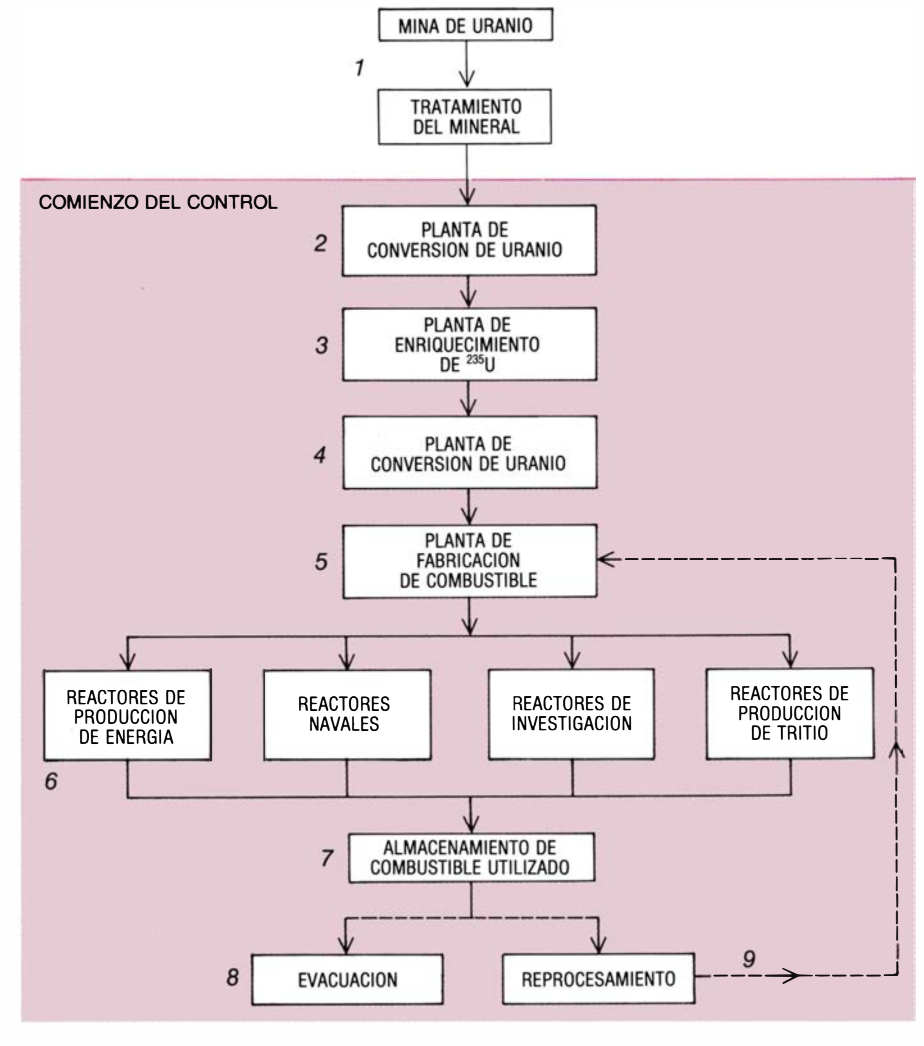
Los EE.UU. tienen tantos reactores de investigación como reactores navales, pero su demanda de U-235 es apro-

ximadamente una décima parte mayor. No hay ningún motivo para pensar que la correspondiente demanda de la Unión Soviética con estos fines sea muy superior. Comparado con el volumen que constituye una violación significativa, esta cantidad corresponde a un movimiento pequeño de materia fisionable (aproximadamente media tonelada anual). En cualquier caso, la OIEA ha desarrollado controles exhaustivos para detectar desviaciones procedentes de los reactores de investigación.

La última clase de reactores cuyo ciclo de combustible debe protegerse son los productores de tritio. Este isótopo proporciona los neutrones que inician la reacción de fisión en cadena y "aumenta" los rendimientos de la fisión de las armas nucleares de los EE.UU. También es la fuente de la mayor parte de neutrones producidos por la "bomba de neutrones". Se produce tritio cuando el litio 6 absorbe neutrones en el mismo tipo de reactor que produce plutonio cuando el U-238 atrapa neutrones.

Incluso estando congeladas las reservas de materias fisionables, dada la vida media radiactiva del tritio (12 años), éste debe reemplazarse periódicamente. Proceso que no representa, sin embargo, ningún esfuerzo a gran escala. Una cantidad de tritio semejante a la de la reserva nuclear de los EE.UU. podría mantenerse quizá con la capacidad de uno de los reactores del río Savannah. Tal reactor, como cualquier otro, se controlaría al objeto de evitar la producción clandestina de materia fisionable con fines militares.

Si los reactores legales y sus ciclos de combustible pueden controlarse, previniendo así una desviación significativa de materias destinada a las armas nucleares, ¿cuáles son las posibilidades de que el otro bando construya con éxito una instalación clandestina de producción de materias fisionables? En las primeras propuestas en favor de la suspensión de la producción de materias fisionables presentadas por los EE.UU., cada superpotencia debía desplegar equipos móviles de observadores que vigilaran el territorio contrario. Esta propuesta resultó inaceptable para la Unión Soviética. Fue altamente significativo el hecho de que, en 1969, los EE.UU. eliminaran de plano esta exigencia. ¿A que obedeció tan drástico cambio de posición?

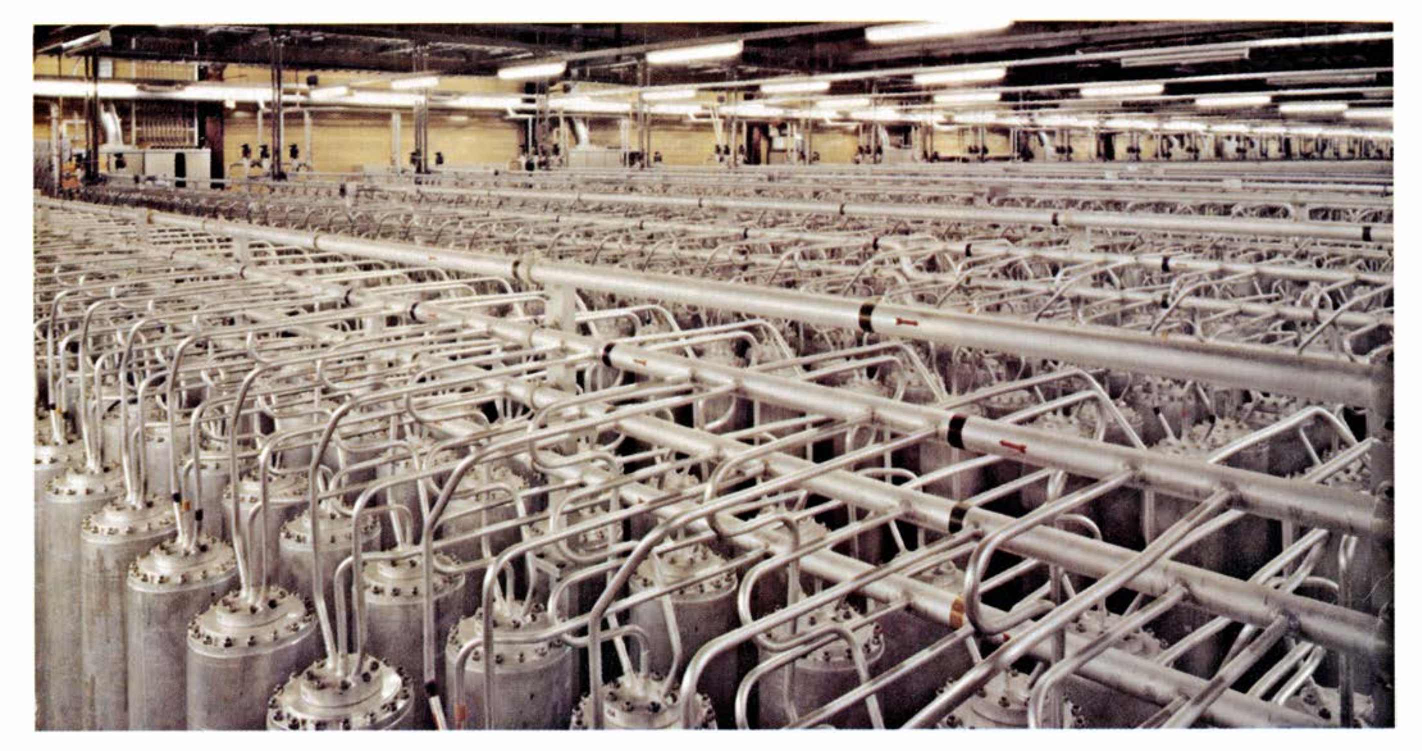


6. LAS ACTIVIDADES A CONTROLAR para asegurar el cumplimiento de la suspensión de la producción de materias fisionables empiezan cuando el uranio deja la fábrica donde se extrae el óxido de uranio del mineral de uranio puro (*1*). En una planta de transformación (*2*), el óxido de uranio se convierte en gas (fluoruro de uranio) y puede ser enriquecido (*3*). Entonces, se convierte de nuevo en un óxido o en un metal (*4*) elaborado en el combustible de un reactor (*5*). Una vez usado (*6*), el combustible se almacena junto al reactor (*7*). De allí puede enviarse a un depósito de residuos radiactivos (*8*) o a una central de reprocesamiento (*9*), donde puede reciclarse y recobrarse todo el uranio y el plutonio fisionable que contiene (*recuadro cinco*).

Parte de la respuesta está en que, ya entonces, los satélites de vigilancia daban garantías al gobierno de los EE.UU. de que podría detectarse desde el espacio una producción clandestina en gran escala. La vigilancia rutinaria de la Unión Soviética mediante satélites empezó en 1961, y desde 1969 era susceptible de observación pormenorizada el exterior de cualquier construcción levantada sobre la superficie terrestre.

Puede también obtenerse información de la intensidad de energía de las actividades ocultas mediante telescopios sensibles a la radiación infrarroja emitida por las superficies calientes. Cuando los datos de los satélites de vigilancia se analizan en combinación con la información recogida en boletines internos, obtenidos a partir de transmisiones de radio y de microondas y de entrevistas con emigrantes, el producto resultante es sorprendente. Esto se viene demostrando de una manera convincente en el anuario que publica el Departamento de Defensa dedicado a la potencia militar soviética.

Es improbable que una superpotencia pueda hurtar a ese examen la existencia de un programa de entidad suficiente como para producir una tonelada de plutonio o cinco de uranio altamente enriquecido cada año. Tal programa tendría muchas posibilidades de ser descubierto. A modo de comparación, la construcción de reactores productores de plutonio y sus correspondientes instalaciones de reprocesamiento de combustible equivaldrían a empresas de miles de millones de dólares. Si añadimos los miles de trabajadores que se verían involucrados en tales actividades, se advierte cuán difícil sería ocultar la naturaleza de un esfuerzo de esta magnitud.



7. SE ENRIQUECE EL URANIO pasándolo a través de una "cascada" de centrífugas. Cada unidad (cilindro) viene a ser de la altura de una persona. Esta es la instalación de enriquecimiento de uranio de uso comercial menos llamativa. Consume menos energía que una planta de enriquecimiento por difusión y no requiere tantas etapas de enriquecimiento; ni tampoco sobresale por nada especial. Ahora bien, la construcción de una planta de enriquecimiento centrífuga podría detectarse mediante un servicio idóneo de información. Para producir cinco toneladas anuales de uranio con fines militares (cantidad definida por los autores de este artículo como representativa de una violación significativa de un acuerdo de interrupción), se necesitarían unas 100.000 centrífugas.

Asimismo, se necesitaría una gran cantidad de uranio, del orden de las mil toneladas de uranio natural. Aunque no constituye en sí ningún volumen exagerado, sí corresponde a una fracción significativa del movimiento de uranio proyectado en cualquiera de los sistemas de energía nuclear de las superpotencias. Costaría esconder la desviación de tanto uranio de extracción reciente, sobre todo si las fábricas para el tratamiento de minerales de uranio quedan sometidas a algún tipo de control "in situ".

Sin embargo, la detección de las instalaciones de producción clandestina a través de sus actividades asociadas de excavación y de tratamiento tiene sus limitaciones: un programa de producción clandestina podría abastecerse de uranio años enteros, a partir de una reserva establecida con anterioridad. Los EE.UU. han almacenado cientos de toneladas de U-235 usado, natural y débilmente enriquecido. Lo más seguro es que Rusia disponga de reservas similares. Es obligada la suposición de una posible ocultación de reserva de uranio de hasta 100 toneladas de U-235 antes de entrar en vigor un acuerdo sobre la suspensión de la producción de materias fisionables.

Otra forma de detectar plantas de producción clandestina consistiría en la búsqueda de las emisiones características de su funcionamiento. El más claro ejemplo de tales emisiones lo tenemos en la enorme cantidad de calor generado por los reactores productores de plutonio. Un conjunto de reactores clandestinos capaces de producir una tonelada anual de plutonio disiparía, en promedio, tres millones de kilowatt de energía térmica. Cantidad de calor que equivale a la generada por una ciudad norteamericana de 300.000 habitantes. No sería tarea fácil deshacerse de tanto calor sin ser detectado, toda vez que existen sensores que descubren, desde el espacio, la presencia o ausencia de aislamiento térmico en una casa unifamiliar.

La figura 1 muestra una fotografía en el infrarrojo térmico, captada desde un avión, del desagüe del agua caliente de los reactores de producción del río Savannah, cada uno de los cuales tiene una producción de energía térmica aproximadamente de 1,5 millones de kilowatt. Imágenes parecidas pueden obtenerse desde altitudes de satélite. Aunque puede intentarse reducir las emisiones en el infrarrojo térmico del agua caliente, mezclándola, por ejemplo, con el caudal de un gran río, el problema del ocultamiento sería arduo y los propios esfuerzos desarrollados darían pie a sospechar de la naturaleza de la empresa.

De entre las instalaciones capacitadas para producir materias fisionables apropiadas para armas nucleares, las menos visibles son quizá las denominadas plantas de enriquecimiento en centrífugas. Esta técnica, que empieza ahora a abrirse camino en el sector comercial, usa cilindros de gas de uranio que giran en máquinas centrífugas; para alcanzar un determinado nivel de enriquecimiento, se necesita un número considerablemente inferior de etapas comparado con el utilizado en una planta de difusión. Además, las plantas centrífugas son menores y no consumen tanta energía. La apariencia de una planta de gas centrífuga no es tan definida como la de las de difusión y no se las identifica sólo con las fotografías desde satélites. Pero un trabajo de información riguroso lograría descubrirlas, recogiendo indicios del enorme esfuerzo que requiere el manufacturar e instalar el gran número de centrífugas que se necesita para producir cada año cinco toneladas de uranio altamente enriquecido [*véase la figura 7*].

El Departamento de Energía anunció recientemente que sus futuras instalaciones de enriquecimiento de uranio utilizarían una nueva técnica de-

nominada separación de isótopos por láser. Se funda en que los niveles de energía de los electrones atómicos del U-235 y el U-238 son ligeramente distintos, dada la diferencia entre las masas de sus núcleos atómicos. Para separar los isótopos se ajusta un conjunto de láseres de suerte que produzcan la energía que pueden absorber los átomos de U-235 (cada uno de los cuales pierde un electrón en el proceso), pero no los átomos de U-238. Un campo eléctrico separa entonces los iones de U-235, cargados, de los átomos neutros de U-238.

Una planta de enriquecimiento basada en la separación de isótopos por láser sería menor que una planta centrífuga; por consiguiente, costaría más descubrirla en fotografías tomadas desde satélites. Ahora bien, la construcción de una planta de enriquecimiento por láser capaz de producir cinco toneladas anuales de uranio con fines militares costaría cientos de millones de dólares e incorporaría láseres de pulsos rápidos y de alta potencia, inusuales. Estos y otros hechos facilitarían la detección de tal planta con un buen servicio de información.

Aunque cada uno de los medios de detección que hemos analizado puede, en teoría, eludirse, la producción clandestina de materias fisionables requeriría que la construcción y el funcionamiento de todas las instalaciones importantes permanecieran ocultos varios años. La detección de una instalación sospechosa por cualquiera de los medios de vigilancia y de inteligencia amenazaría la empresa entera.

Las pruebas sospechosas de actividades de producción clandestina podrían llevarse ante un comité organizado según las líneas de la Comisión Consultiva Permanente, que se estableció originalmente para dirimir cuestiones relacionadas con el cumplimiento del tratado SALT I de 1972. En ausencia de una explicación satisfactoria se podrían exigir inspecciones "in situ", tal como fue acordado entre los EE.UU., la URSS y Gran Bretaña en el caso de las pruebas nucleares subterráneas, antes de la suspensión de las negociaciones para un Tratado de Prohibición de Pruebas Nucleares. La obstrucción sistemática de los trabajos destinados a obtener respuesta de las denuncias cuestionarían, naturalmente, la continuidad del acuerdo de suspensión de la producción de materias fisionables.

Por otra parte, la recompensa que se obtendría de la ocultación de un programa de producción clandestino no sería espectacular; incrementaría acaso ligeramente la magnitud de las reservas de materias fisionables, excesivo ya.

Si las superpotencias llegan a un acuerdo que prohíba la producción de materias fisionables con fines militares, se intentará comprometer luego en esa vía a los demás estados con capacidad para desarrollar armamento nuclear y persuadir a las naciones que no la tengan y que no hayan firmado el Tratado de no proliferación a hacerlo. Una suspensión sometida a control estaría también en la base de reducciones verificables de las cantidades de materias fisionables que figuran en los arsenales de los estados que poseen armas nucleares.

La forma obvia de desprenderse de las materias fisionables sería "quemarlas" en los reactores de energía nuclear ya existentes. El uranio apropiado para armamento perdería su valor militar una vez diluido con uranio usado o uranio natural hasta alcanzar sólo el nivel de enriquecimiento requerido por el combustible de los reactores de energía nuclear. Las reservas de plutonio apropiado para armamento deberían utilizarse con mayor cuidado, ya que no existe un desnaturalizante natural para él. Entre otras opciones, podría usarse el plutonio como combustible en los reactores más o menos conocidos que funcionan en un "solo sentido" (es decir, sin reprocesar el combustible). De esta forma, diez grandes reactores podrían desprenderse de todo el plutonio de las armas estadouniendes o soviéticas en una década.

Como las superpotencias pueden estimar con bastante aproximación sus mutuas reservas de materias fisionables, no hay ninguna razón por la que no puedan, en razón de esos cómputos, negociar reducciones del 50 por ciento o más de sus arsenales. Cumplida esa mengua, las pequeñas violaciones del acuerdo revestirían mayor importancia, y por tanto se haría necesario un mayor intercambio de información y unos métodos más refinados de análisis para establecer las bases que apuntalaran otro recorte ulterior.

Pero tampoco hay motivos para retrasar las acciones que puedan llevarse a cabo de inmediato. Si las superpotencias están dispuestas a aceptar inspecciones y otros controles en el desenvolvimiento de sus actividades nucleares que no guarden relación con el armamento, tanto la suspensión de la producción de materias fisionables con fines militares como las reducciones de las cantidades de materias fisionables ya en reserva podrían verificarse de un modo satisfactorio.

Heliosismología

Las ondas acústicas del interior solar se observan en forma de oscilaciones en la superficie. Su configuración y período nos hablan de la estructura, dinámica y composición del Sol

John W. Leibacher, Robert W. Noyes, Juri Toomre y Roger K. Ulrich

El estudio del Sol, la estrella más próxima, resulta crucial para conocer el interior estelar. Pero la superficie visible de aquél, la fotosfera, es una capa que apenas alcanza algunos centenares de kilómetros de espesor y no llega a la milésima del radio solar. La fotosfera ofrece sólo pruebas indirectas de la estructura y dinámica del Sol, y no muchas. El movimiento de las manchas solares muestra que tarda casi un mes en completar una rotación, siendo ésta más rápida en el ecuador que en los polos. Una estructura en forma de granos de arroz, conocida como granulación, cambia de minuto en minuto e indica la existencia de una vigorosa turbulencia en los gases que hay debajo mismo; otra configuración, más sutil y a mayor escala, la llamada supergranulación, revela aspectos de una circulación que se cree tiene una profundidad del orden de decenas de miles de kilómetros. La superficie presenta también campos magnéticos que varían de una forma complicada con el ciclo de actividad solar, que dura 11 años.

Tales fenómenos son manifestaciones superficiales de procesos que se desarrollan en sus regiones interiores: en la parte central, donde la fusión termonuclear genera la energía solar; en la zona radiativa, donde la energía se difunde lentamente hacia el exterior por medio de la absorción y emisión atómicas, y en la zona convectiva (que se cree ocupa el 30 por ciento más externo del radio solar, mientras que contribuye solamente con un 1 por ciento a su masa), donde los remolinos turbulentos ascendentes y descendentes de gas transportan la energía hacia el exterior, hasta la fotosfera. Sin embargo, como esas regiones no se dejan ver directamente, la mayor parte de lo que se sabe acerca del interior del Sol y de otras estrellas se conoce por inferencia.

En la actualidad, una nueva herramienta, la heliosismología, está haciendo posible penetrar tras el opaco brillo de la superficie solar. Movimientos ondulatorios continuos, parecidos a las ondas sísmicas de la Tierra, agitan el interior. De una manera semejante a como la geofísica estudia las ondas sísmicas para adentrarse en las condiciones del interior de nuestro planeta, los físicos solares están aprovechando las oscilaciones observadas en el Sol para sondear su interior.

Dos clases de ondas sísmicas penetran en la Tierra: las ondas de compresión y las de cizalladura. En estas últimas, la materia se mueve de un lado a otro perpendicularmente a la dirección de propagación; las ondas de cizalladura pueden darse solamente en un sólido, y por tanto no son observadas en el medio gaseoso que es el Sol. En las ondas acústicas, o de compresión, el medio se estrecha y dilata alternativamente a lo largo de la dirección de propagación: tales ondas pueden atravesar el interior solar. En un medio gaseoso, el del Sol o la atmósfera terrestre, hay una tercera variedad de ondas que pueden también propagarse: las gravitatorias. Sin embargo, hasta ahora, las ondas acústicas del Sol han constituido el principal foco de estudio. La velocidad y dirección de su propagación depende de la temperatura, composición y movimientos del interior. Constituyen, por tanto, una indicación muy sensible acerca de las condiciones que reinan allí.

Las ondas acústicas no se pueden seguir directamente, pues recorren caminos de propagación que las hacen adentrarse profundamente en el Sol. Sus efectos en la superficie son, sin embargo, muy claros en los espectrogramas del disco solar y en las mediciones del brillo superficial. Al alcanzar la superficie, las ondas provocan que los gases allí presentes se muevan arriba y abajo, lo que da por resultado variaciones en las longitudes de onda de las líneas espectrales de la luz emitida; las ondas también comprimen y enrarecen alternativamente los gases de la superficie, alterando su temperatura y, por tanto, su brillo. La actividad sísmica solar se desarrolla en un nivel extremadamente bajo, y por tanto son pequeñas las longitudes de onda asociadas y las fluctuaciones de brillo. Aun así, se ha detectado un rico espectro de ondas. Su análisis permite estudiar la estructura interna y la dinámica de una estrella a partir de observaciones directas.

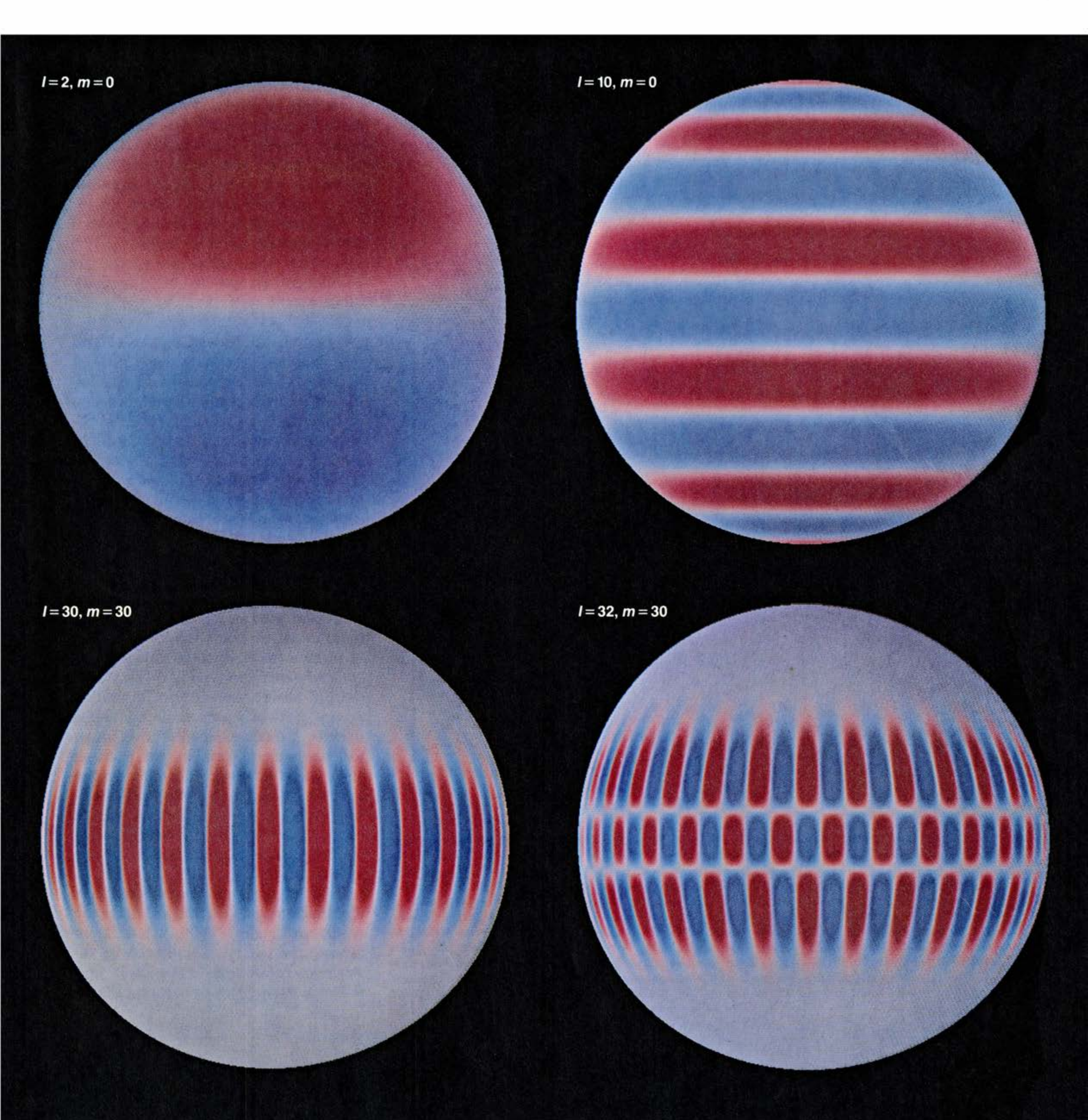
Hasta el advenimiento de la heliosismología, la teoría de la estructura estelar era el elemento principal para la comprensión del interior del Sol y de las otras estrellas. La teoría instó modelos numéricos del interior estelar basados en ecuaciones que describían los procesos físicos del mismo. Para llegar a la descripción del estado actual del Sol, se partía de una estrella hipotética de edad cero, dotada de una composición química establecida. La estrella modelo evolucionaba matemáticamente hasta la edad actual del Sol, ci-

1. OSCILACIONES EN LA SUPERFICIE DEL SOL, creadas por las ondas sonoras que resuenan en su interior. Se ofrecen aquí, modeladas por ordenador, cuatro de los 10 millones de resonancias que tienen lugar en el Sol. Las regiones de la superficie que se están acercando al observador aparecen en color azul; las que se están alejando se muestran en rojo. En las observaciones reales, tales movimientos en superficie se detectan como corrimientos Doppler en las longitudes de onda de la luz absorbida por los gases en movimiento y como variaciones en el brillo. La configuración espacial y el período de una oscilación en superficie permite a los investigadores deducir la estructura tridimensional de la resonancia y hacerse una idea de las propiedades del interior solar. Para cada oscilación se da el grado (*l*) y el orden azimutal (*m*). El grado describe la configuración en función del número total de nodos (circunferencias a lo largo de las cuales la superficie de la esfera queda inmóvil, mostradas en esta composición gráfica por bandas en gris interpuestas entre las zonas en color); por su lado, el orden azimutal indica el número de nodos que cortan el ecuador solar.

frada en 4800 millones de años, para repetir o simular las variaciones de radio y luminosidad que se presentaban a medida que las reacciones termonucleares convertían hidrógeno en helio en la parte central de la estrella.

Ni la abundancia de helio que había en el Sol cuando se formó, ni el rendimiento del transporte convectivo de energía en sus capas exteriores se conocen bien. Ambas magnitudes deben por tanto ajustarse de manera que se llegue a un modelo que concuerde con la masa, luminosidad, radio y edad actuales. Tal modelo, llamado modelo solar típico, tiene una composición inicial de aproximadamente 73 por ciento en masa de hidrógeno y 25 por ciento de helio, proporciones que están de acuerdo con la cantidad de helio que se cree se formó en la gran explosión. El modelo típico predice la presión, temperatura, densidad y composición química a distintas profundidades del interior solar. La heliosismología ofrece una manera de poner a prueba esas predicciones comparando las características observadas de las ondas acústicas solares con las calculadas por el modelo.

Señalando revisiones necesarias en el modelo solar típico, la heliosismología puede ayudar al físico a superar uno de los más importantes obstáculos de la teoría: el problema de los neutrinos solares. Se creyó en tiempos que se había completado, al menos en sus líneas generales, la tarea de construir un modelo para una estrella ordinaria de la "secuencia principal", tal como el Sol. Pero en los últimos 15 años ha ido tomando cuerpo la inquietud de que qui-



zás haya algo erróneo en la teoría de los interiores estelares. Las dudas se han planteado a raíz de un estudio de Raymond Davis, Jr., y sus colegas, del Laboratorio Nacional de Brookhaven, acerca del flujo de neutrinos solares: partículas subatómicas, probablemente sin masa y muy difíciles de detectar, que emanan de las reacciones termonucleares del núcleo solar. Davis y sus colaboradores observaron que el flujo de neutrinos venía a ser la tercera parte del que predecía el modelo solar típico.

Se han propuesto muchas modificaciones del modelo típico para justificar ese flujo bajo de neutrinos, pero ninguna ha resuelto claramente el problema. Puesto que la producción de neutrinos decrece muy acusadamente a medida que la temperatura desciende, varios investigadores han avanzado diversas maneras por las que la temperatura del núcleo solar pudiera caer ligeramente sin que lo hiciera también la producción total de energía solar o variase su radio. Por ejemplo, si el núcleo contuviese más hidrógeno y menos helio, podría generar suficiente presión interna a menor temperatura para mantener el radio observado del Sol. Algunos teóricos sugieren que la abundancia de helio en el Sol recién formado era inferior a lo que se ha supuesto. Para otros, habría episodios de mezcla, por lo que llegaría nuevo hidrógeno desde la envoltura exterior, diluyendo el helio creado por las reacciones nucleares de la parte central.

En otra línea de razonamiento se afirma que si el interior del Sol tuviera una alta velocidad de rotación o un campo magnético sumamente intenso, la fuerza centrífuga o la presión magnética podrían reemplazar la temperatura alta para mantener el radio observado del Sol. Por último, están quienes defienden que el problema no reside en absoluto en la teoría de la estructura solar, sino en la física de partículas. Si los neutrinos tuvieran masa, contrariamente a lo que ahora se considera probable, entonces un neutrino solar de la clase que los experimentos de neutrinos están destinados a detectar podría transformarse espontáneamente en una de otras dos hipotéticas clases antes de alcanzar la Tierra: si la masa del neutrino fuese suficiente, la distribución que alcanzaría en nuestro planeta se repartía por igual entre las tres clases, y un neutrino tendría dos probabilidades entre tres de eludir su detección. Esta solución del problema de los neutrinos solares resuelve limpiamente la discrepancia del 300 por ciento entre la observación y la teoría. La heliosismología, al proporcionar un cuadro del interior solar que no depende de los modelos teóricos, debería permitir determinar cuál de las soluciones propuestas es correcta, en caso de que lo fuera alguna.

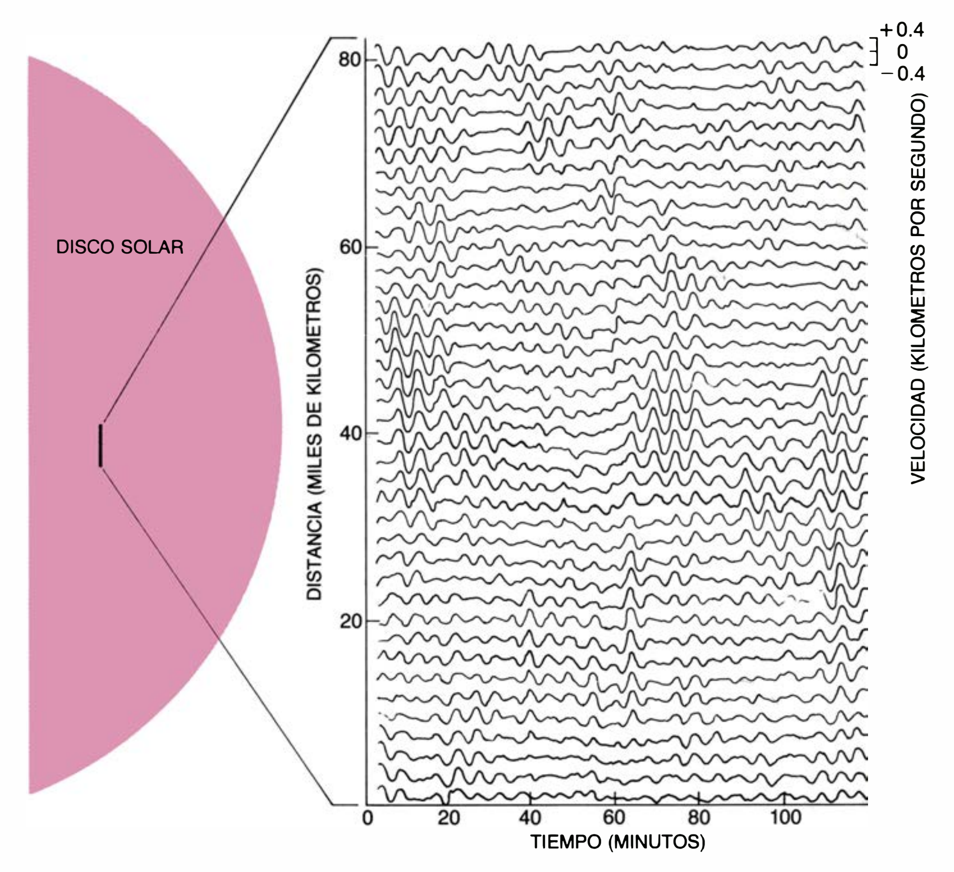
2. LO QUE SE SABE DEL INTERIOR DEL SOL es, en gran parte, pura conjetura. La energía se genera en el núcleo por fusión termonuclear y se difunde hacia el exterior a través de la zona radiativa por emisión y absorción atómicas. En la zona de convección, la circulación constituye el principal mecanismo de transporte: los gases más calientes ascienden y los más fríos descienden. Tal convección se observa en la superficie en forma de una granulación de pequeña escala (no mostrada en la ilustración) y una supergranulación en forma de células de unos 30.000 kilómetros de diámetro. Por debajo de las células de la supergranulación, se cree que contiene rollos convectivos muy grandes en la ancha zona convectiva. Constituyen las así llamadas células gigantes. La interacción que se establece entre la convección y la rotación solar determina que la velocidad de rotación del Sol varíe con la latitud en la superficie (*flechas*) y con la profundidad. A su vez, la rotación diferencial interactúa con los movimientos de los gases eléctricamente conductores para generar el campo magnético solar, dos manifestaciones del cual son las manchas solares y las regiones activas.

El estudio de las oscilaciones solares comenzó en el decenio de 1960 en el Instituto de Tecnología de California, cuando Robert B. Leighton, uno de los autores (Noyes) y George W. Simon se propusieron investigar la distribución de velocidades de los gases en la superficie del Sol. El método que siguieron consistía en medir los corrimientos Doppler (variaciones en la longitud de onda de la radiación o el sonido que se producen cuando la fuente se está moviendo hacia el observador o alejándose del mismo) en las líneas de absorción solares. Estas son las líneas oscuras del espectro solar que se encuentran en las longitudes de onda a las cuales los elementos de la capa externa del Sol absorben la radiación emitida por los gases más calientes situados por debajo. Un decrecimiento de la longitud de onda, o corrimiento hacia el azul, de las líneas de absorción de una porción particular del disco solar significa que esa región se está moviendo hacia el observador; el aumento, o corrimiento hacia el rojo, manifiesta que se está alejando.

Los investigadores supusieron que la distribución de velocidades deducida de los corrimientos Doppler tendría un aspecto caótico, de acuerdo con las variaciones caóticas de brillo de la granulación solar. Para su sorpresa, halla-

ron que las velocidades eran principalmente oscilatorias: en un punto dado, los gases ascendían y descendían con un período de unos cinco minutos. Las oscilaciones no eran continuas, sino que crecían y desaparecían en paquetes de ondas que duraban tal vez una media hora.

Durante algún tiempo se creyó que los paquetes de ondas constituían una efímera respuesta de la atmósfera solar a impulsos caóticos instados por la convección más interna. Sin embargo, hacia 1970 comenzaron a sentarse las bases para la explicación real de las oscilaciones de cinco minutos. Ulrich e, independientemente, Leibacher y Robert F. Stein, este último en la Universidad del estado de Michigan, dedujeron de los modelos teóricos del Sol que su interior podía actuar como una cavidad acústica. Las ondas sonoras excitadas del interior solar, propusieron, podían quedar aprisionadas allí.



3. APARECEN OSCILACIONES DE CINCO MINUTOS cuando se representa la velocidad radial en función del tiempo a lo largo de 80.000 kilómetros de superficie solar. En cada punto, los gases superficiales ascienden y descienden con períodos de unos cinco minutos, alcanzando una velocidad radial máxima (en los máximos y mínimos de las curvas) de unos 0,4 kilómetros por segundo. Los movimientos son la manifestación en superficie de la superposición de los 10 millones de resonancias acústicas del Sol. Los modos entran gradualmente en fase y en oposición de fase entre sí, dando por resultado el crecimiento y amortiguamiento de los movimientos y su cambiante distribución de una a otra parte del astro. Steven A. Musman y David M. Rust cartografiaron los movimientos a partir de corrimientos Doppler observados.

Las cavidades acústicas, tales como un tubo de órgano o un tambor, suelen ser regiones del espacio limitadas por paredes que aprisionan las ondas acústicas obligándolas a reflejarse una y otra vez. El interior del Sol, que carece de paredes físicas, tiene no obstante gradientes de densidad y temperatura que pueden reflejar y refractar las ondas acústicas.

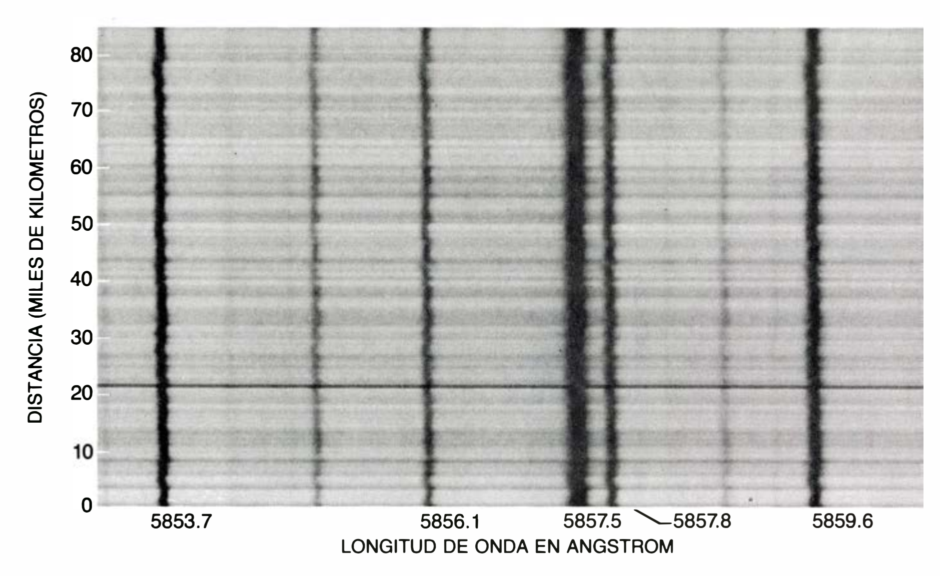
El punto superior de la reflexión en la cavidad acústica solar se halla debajo mismo de la superficie solar visible, donde la densidad decrece bruscamente con la altura. Una onda sonora reflejada hacia el interior en esta barrera externa alcanza un límite inferior, resultado de un aumento de temperatura. El gradiente de temperatura hace que la velocidad del sonido aumente con la profundidad. Así pues, la parte más profunda de un frente de onda que se propague oblicuamente por el interior del Sol llega a adelantar a la parte menos honda. Gradualmente, el frente de onda incidente es refractado, o se curva, hasta que la onda queda de nuevo dirigida hacia la superficie: una onda así aprisionada describe una serie de arcos bajo la superficie solar.

La parte más baja de los arcos, donde la onda se está propagando horizontalmente, marca el límite inferior de la cavidad acústica. Allí, el cociente entre la longitud de onda horizontal de las ondas (es decir, la distancia entre dos frentes de onda sucesivos medida horizontalmente) y su período (magnitud conocida como su velocidad horizontal de fase) es igual a la velocidad local del sonido. La profundidad de la cavidad difiere para ondas con distintas longitudes horizontales o con períodos diversos. En el límite superior de la cavidad, por debajo mismo de la superficie solar, las ondas producen oscilaciones observables que revelan tanto sus períodos como sus longitudes de onda horizontales. A partir de esas magnitudes puede deducirse la velocidad del sonido en la base de la cavidad.

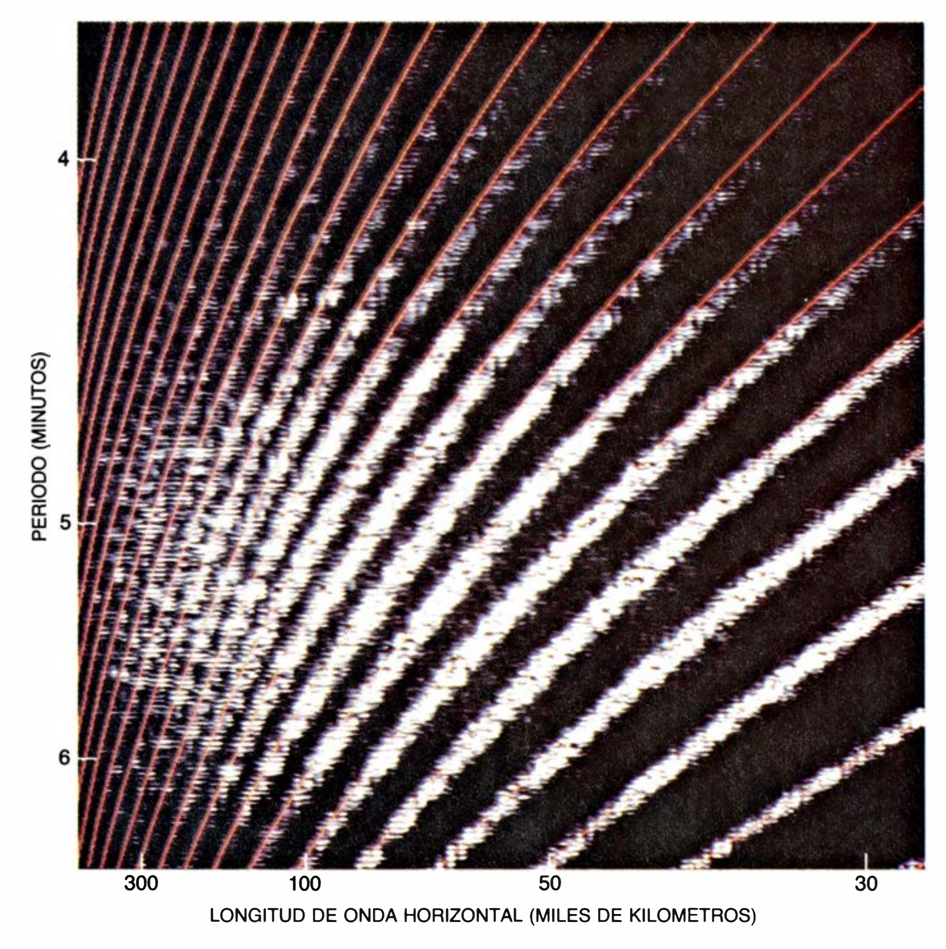
¿Cómo se excitan las ondas acústicas en el Sol? Es probable que las produzca la vigorosa turbulencia de la zona de convección, que las impulsaría y amortiguaría en forma caótica. Otra posibilidad es que las produzca el flujo radiativo de energía dentro del Sol: las compresiones y dilataciones alternativas de los gases solares podrían hacer que el flujo de energía quedase rebalsado, de modo que se canalizase la energía en forma de onda.

Las características de las cavidades acústicas hacen posible confirmar que las oscilaciones detectadas en la superficie del Sol representan ondas acústicas aprisionadas. Cuando una onda de un cierto período queda confinada en una cavidad acústica, interfiere constructivamente consigo misma, dando lugar a una resonancia, u onda estacionaria. Para las cavidades acústicas hay un período fundamental de resonancia, que es aproximadamente igual al tiempo que tarda el sonido en ir y volver desde el punto superior de reflexión hasta el punto inferior, donde se curva y torna de nuevo hacia arriba. En el Sol, este período fundamental define una onda con una longitud horizontal específica. Ciertas ondas de período más corto y la misma longitud de onda horizontal, conocidas como armónicos superiores, resonarán también dentro del interior solar; ahora bien, para ellas la cavidad es más profunda porque su velocidad horizontal de fase es mayor. La profundidad a la cual esta velocidad se hace igual a la velocidad local del sonido es, por tanto, mayor.

Para que un modo resuene, el arco que conduce desde la superficie solar



4. ESTE ESPECTROGRAMA del Sol revela los corrimientos Doppler en las líneas espectrales de los gases superficiales. Las dimensiones horizontales del espectrograma corresponden a la longitud de onda; la dimensión vertical corresponde a la distancia a lo largo del disco solar que fue explorada por la rendija del espectrógrafo. Las líneas verticales oscuras, que indican las longitudes de onda a las cuales los gases superficiales absorben luz emitida a mayor profundidad en el Sol, están corridas de un lado a otro a lo largo de la porción observada; los corrimientos de longitud de onda débense a los movimientos radiales de los gases.



5. COMPARACION DE LAS OSCILACIONES TEORICAS CON LAS OBSERVADAS, construida con un ordenador. Muestra que las oscilaciones observadas en la superficie solar son el resultado de resonancias acústicas de su interior. Sólo las ondas con combinaciones específicas de período y longitud de onda horizontal pueden resonar en el interior solar. Las curvas en color indican predicciones teóricas de los modos resonantes, basadas en un modelo solar típico en el que la abundancia inicial de helio se supone del 25 por ciento. Los trazos brillantes muestran los períodos y las longitudes de onda horizontales resueltos tras seis días de observaciones de velocidades de la superficie realizadas por Thomas L. Duwall, Jr., y John W. Harvey. La concordancia general entre la observación y la teoría confirma que el Sol actúa como una cavidad acústica resonante; las ligeras discrepancias registradas denuncian que los modelos teóricos deben mejorarse.

hasta el fondo de la cavidad acústica y regresa de nuevo tiene que comprender un número entero de longitudes de onda. Con una longitud de onda horizontal dada, sólo ciertos períodos harán que una cavidad tenga la profundidad apropiada para la resonancia. Un espectro de potencias bidimensional, que presenta la amplitud en función de la longitud de onda horizontal y del período, mostrará, pues, que las oscilaciones más intensas se hallan comprendidas en una serie de estrechas bandas, que representan los valores permitidos de la longitud de onda horizontal y del período para los modos resonantes. En 1975, Franz-Ludwig Deubner, hoy en la Universidad de Würzburg, realizó las primeras mediciones precisas tanto de la longitud de onda horizontal como del período de las oscilaciones "de cinco minutos". El espectro de potencias de sus datos mostraba estrechos máximos de gran amplitud, confirmando las predicciones.

No obstante, había diferencias pequeñas, aunque sistemáticas, entre las combinaciones de frecuencia y longitud de onda que Deubner observó y las calculadas a partir del modelo solar típico por Hiroyasu Ando y Yoji Osaki, de la Universidad de Tokio. Las discrepancias parecían indicar que debían alterarse algunos parámetros del modelo solar. Un candidato posible era el rendimiento de los procesos de convección que se desarrollaban debajo mismo de la superficie solar. Un mayor rendimiento de convección daría por resultado un gradiente de temperatura menos abrupto y, por consiguiente, un menor aumento de la velocidad del sonido con la profundidad. Así corregido, se esperaba que el modelo solar predijese modos resonantes que se ajustasen mejor a los datos.

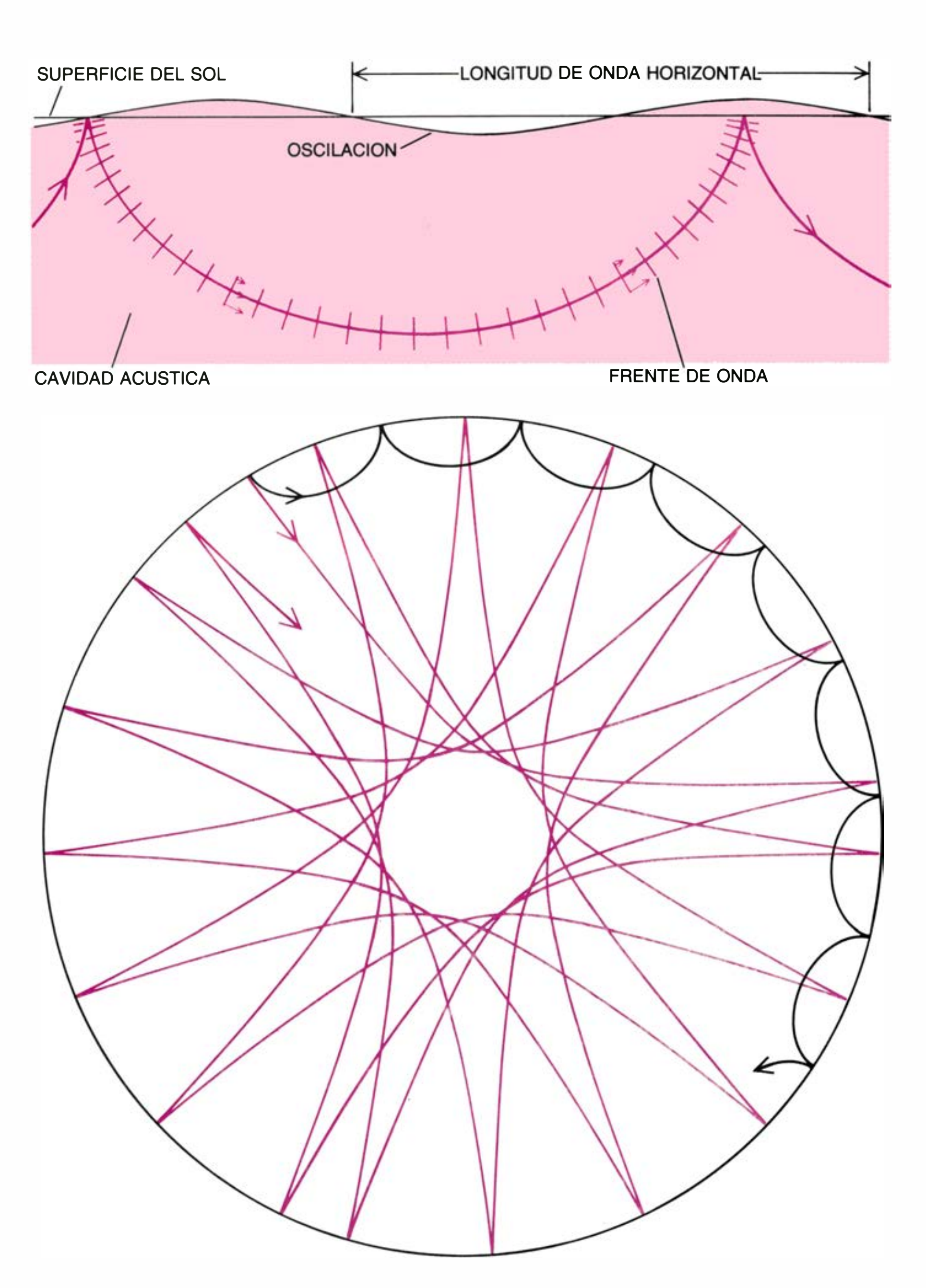
Observaciones mejoradas de las oscilaciones de cinco minutos, realizadas por Edward J. Rhodes, Jr. (actualmente en la Universidad del Sur de California), Ulrich y Simon, proporcionaron datos suficientemente precisos para permitirles estimar el rendimiento de convección, y de aquí, el espesor de la zona de convección, que está en directa relación con su rendimiento. Ellos, y por su parte también Douglas O. Gough, de la Universidad de Cambridge, dedujeron que la zona solar de convección era más espesa de lo que se había supuesto. Ahora bien, un Sol con una zona de convección más espesa no tendría el radio observado, a menos que el contenido de helio de su parte

central fuera más alto de lo que se cree. El elevado flujo de neutrinos que podría esperarse de un núcleo rico en helio empeoraría entonces la situación del problema de los neutrinos.

El espectro de potencias de las oscilaciones de cinco minutos confirmó que los movimientos observados resultaban de la superposición de varios millones de modos resonantes con períodos diferentes y distintas longitudes de onda horizontales. Los modos de amplitudes más altas tienen períodos entre tres y seis minutos aproximadamente; sus longitudes de onda horizontales varían desde algunos miles de kilómetros (la anchura de los gránulos individuales) hasta 4,5 millones de kilómetros, la circunferencia del Sol. Los modos presentan amplitudes individuales (expresadas en forma de la velocidad radial de las oscilaciones en superficie) de 20 centímetros por segundo o menos. Sin embargo, su superposición aleatoria produce las oscilaciones de gran amplitud, con velocidades de hasta medio kilómetro por segundo, que fueron observadas ya en 1960. Estas oscilaciones crecen y se amortiguan a medida que los distintos modos de oscilación entran en fase o dejan de estarlo.

Pese a la complejidad de las oscilaciones cuando se consideran en conjunto, cada modo resonante pueden describirse de manera bastante sencilla. Como las cavidades resonantes se encuentran dentro de la esfera solar, una descripción matemática de la estructura espacial de una resonancia debe hacer uso de funciones que tomen en cuenta la latitud, la longitud y el radio. Las variables usadas para describir la configuración de una oscilación superficial se conocen como grado y orden azimutal. El grado de una oscilación l es el número de líneas nodales superficiales, representado por círculos sobre la superficie de la esfera donde la velocidad debida a la onda es cero. La distancia entre nodos adyacentes es aproximadamente la mitad de la longitud de onda horizontal de las oscilaciones; así, las ondas de baja l tienen longitudes de onda horizontales muy grandes. El orden azimutal, representado por m, es el número de líneas nodales que cortan el ecuador.

La estructura en profundidad de una oscilación viene determinada por su orden radial (n), un parámetro conocido también por número del armónico. Corresponde al número de longitudes de onda verticales, o bien al número de líneas nodales a lo largo del radio de la esfera. Para cada configuración de superficie, con valores dados de l y m, hay un conjunto de valores de n que representan la frecuencia fundamental de resonancia (con n igual a 1) y sus armónicos de período más corto. Cada modo, caracterizado por un conjunto específico de valores de l, m y n, tiene una frecuencia de oscilación específica.



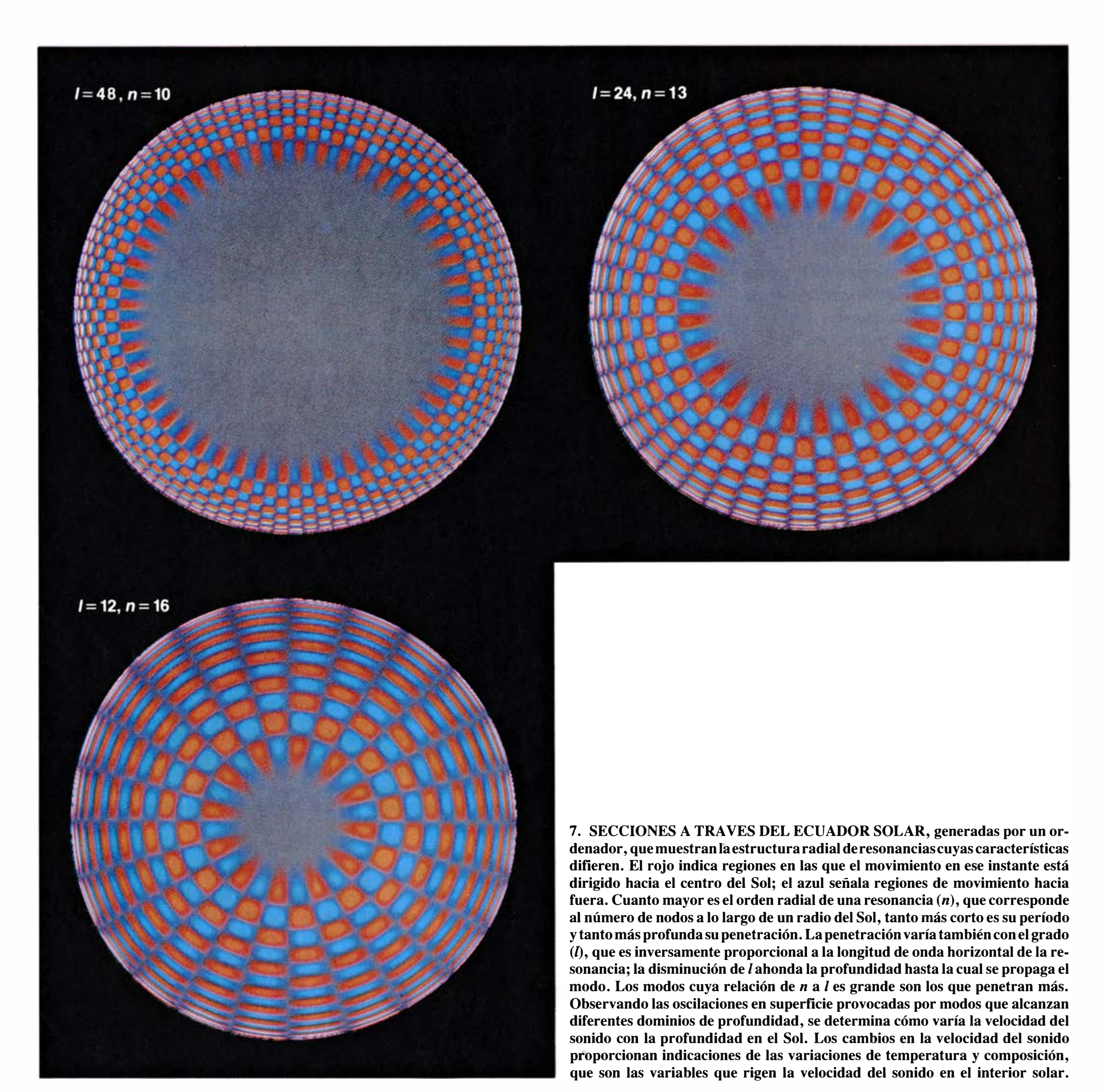
6. LA REFLEXION Y LA REFRACCION bajo la superficie del Sol confinan las ondas sonoras en el interior de cavidades acústicas. Una onda sonora que emerja del interior es reflejada por el brusco descenso de densidad debajo mismo de la superficie (*arriba*); a medida que la onda reflejada desciende, es refractada por el aumento de la velocidad del sonido con la profundidad, que altera la dirección de los frentes de onda hasta que de nuevo apuntan hacia la superficie. Tales ondas aprisionadas interfieren constructivamente consigo mismas al recorrer la circunferencia solar, creando resonancias detectables en la superficie en forma de oscilaciones. La longitud de onda horizontal y el período de la oscilación superficial varían con el período de la onda que establece la resonancia y su profundidad de penetración. Esta depende, a su vez, de la orientación de la onda cuando es reflejada. Como se ve en el corte vertical (*abajo*), las ondas que se propagan directamente hacia dentro son refractadas lentamente y, por consiguiente, sondean el Sol a mayor profundidad; las ondas que inciden con un ángulo oblicuo son refractadas antes y quedan en una cavidad menos honda.

Puesto que la profundidad de la cavidad acústica en el Sol aumenta si crece la longitud de onda horizontal y decrece el período, los modos para los cuales la relación de n a l es grande penetran hondamente en el Sol. Cuando l es igual a cero, lo que corresponde a un modo resonante en el cual la totalidad de la esfera se dilata y se contrae en fase, la relación de n a l es infinita

y la onda acústica se adentra hasta el mismo centro del Sol.

Los modos de grado extremadamente bajo, cuyas longitudes de onda horizontales son comparables a las dimensiones del Sol, se han convertido en centro de atención por su fácil separación del complicado espectro que presentan modos de orden superior que agitan la superficie solar: basta con registrar el corrimiento Doppler de la luz solar no focalizada, en la cual se mezcla la luz procedente de la totalidad del disco solar. En tales observaciones, los numerosos modos de grado elevado son casi invisibles; sus longitudes de onda son pequeñas comparadas con el tamaño del disco solar, y los corrimientos Doppler que producen se anulan entre sí casi en su totalidad. En contraste, los modos con *l* igual a 0, 1, 2 o 3 producen movimentos radiales que están en fase a lo largo de una gran parte del disco solar o de todo el mismo, produciendo un corrimiento espectral que se detecta en la luz sin focalizar. El espectro de potencias resultante es mucho más sencillo que el que procede de datos con modos de alto grado, permitiendo así estudiar modos individuales en lugar de máximos de modos no separados.

No obstante, la velocidad de un solo modo en la superficie es pequeñísima. Para detectar el corrimiento Doppler que produce se necesita un espectrómetro altamente preciso y estable. Los espectrómetros de células de gas han dado los resultados más exactos. Comparan las líneas de absorción en el espectro del sodio o potasio gaseosos en el laboratorio con los producidos por los átomos móviles de sodio o potasio en el Sol, a fin de determinar el corrimiento Doppler. George R. Isaak y H.B. van der Raay, que dirigen un grupo en la Universidad de Birmingham, y otro equipo, encabezado por



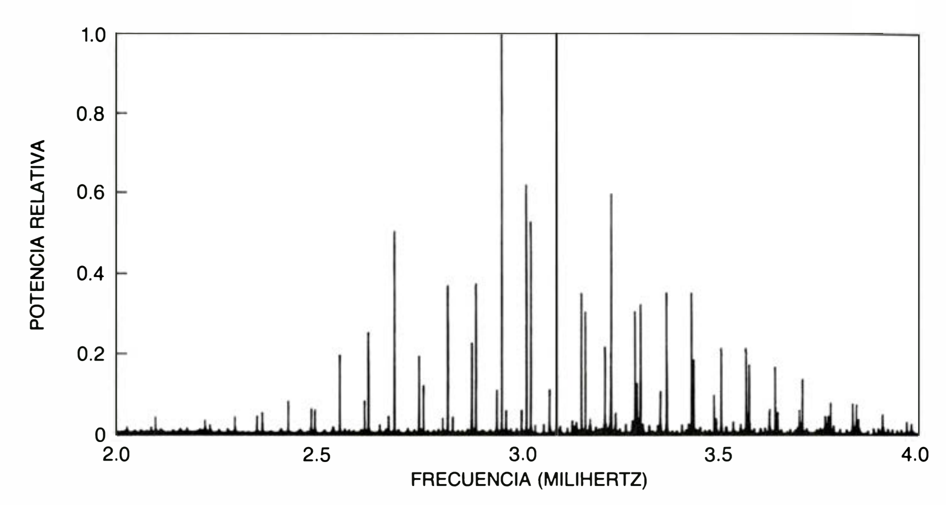
7. SECCIONES A TRAVES DEL ECUADOR SOLAR, generadas por un ordenador, que muestran la estructura radial de resonancias cuyas características difieren. El rojo indica regiones en las que el movimiento en ese instante está dirigido hacia el centro del Sol; el azul señala regiones de movimiento hacia fuera. Cuanto mayor es el orden radial de una resonancia (*n*), que corresponde al número de nodos a lo largo de un radio del Sol, tanto más corto es su período y tanto más profunda su penetración. La penetración varía también con el grado (*l*), que es inversamente proporcional a la longitud de onda horizontal de la resonancia; la disminución de *l* ahonda la profundidad hasta la cual se propaga el modo. Los modos cuya relación de *n* a *l* es grande son los que penetran más. Observando las oscilaciones en superficie provocadas por modos que alcanzan diferentes dominios de profundidad, se determina cómo varía la velocidad del sonido con la profundidad en el Sol. Los cambios en la velocidad del sonido proporcionan indicaciones de las variaciones de temperatura y composición, que son las variables que rigen la velocidad del sonido en el interior solar.

Eric Fossat y Gérard Grec, del Observatorio de Niza, han empleado con gran éxito espectrómetros de células de gas.

Las primeras observaciones de oscilaciones solares de bajo grado mostraron que los períodos de muchas de ellas, y por tanto las frecuencias (que son recíprocas de los períodos), están estrechamente agrupados. Para distinguir entre ellos se necesitarían observaciones a lo largo de un tiempo suficiente que permitiera que los modos cuyas frecuencias sólo difieren ligeramente entraran en fase entre sí y dejaran de estarlo. No basta con un día de 12 horas de observación. Cuando se prolongan los seguimientos varios días, sin embargo, los huecos correspondientes a la noche interrumpen los datos, introduciendo muchas frecuencias espurias. Para evitar estos huecos, los investigadores de Niza marcharon al polo Sur, donde durante el verano austral de 1979 realizaron observaciones continuas de cinco días de duración cada una. Al analizar los datos para suministrar un espectro de potencias, aparecieron pares de máximos bien resueltos distribuidos de manera casi uniforme a lo largo del espectro.

Comparando los resultados con las frecuencias predichas por la teoría para las oscilaciones de bajo grado, Jørgen Christensen-Dalsgaard, hoy en la Universidad de Aarhus, y Gough mostraron que cada par representaba un par de modos con número de armónicos creciente (n) y grado decreciente (l): o bien 3 y 1 o bien 2 y 0. A lo largo del espectro, los pares de l impar alternaban con pares de l par. La teoría predice que si se hubieran registrado los modos de alto grado, se habrían encontrado en las mismas secuencias. Los investigadores hallaron que las diferencias entre las frecuencias dentro de cada par concordaban aproximadamente con las predichas por el modelo solar típico, en el cual el helio producido por la fusión del hidrógeno en el núcleo estelar queda concentrado en el mismo centro del Sol, en vez de difundirse casi todo por todo el núcleo.

A fin de reducir en lo posible los huecos nocturnos y obtener observaciones todavía más largas que las que el tiempo en el polo Sur habitualmente permite, el grupo de Birmingham estableció un par de estaciones, una en las islas Canarias y otra en las Hawai. Combinando datos de ambos lugares, que se encuentran a longitudes casi opuestas, los investigadores obtuvieron observaciones virtualmente continuas:



8. ESPECTRO DE POTENCIAS de oscilaciones de bajo grado, deducido de observaciones de corrimientos Doppler en la luz del Sol no focalizada (luz procedente de la totalidad del disco solar). Revela una regularidad en las frecuencias resonantes. Cada uno de los pares de máximos indicados representa oscilaciones con orden radial *n* creciente y grado *l* decreciente. Los pares de modos de *l* impar alternan con pares en los que *l* es par. Dentro de las parejas, las frecuencias de los modos de grado impar están más separadas que las de grado par. La estrecha concordancia entre la distribución y las predicciones teóricas permitió determinar los valores de *l*. George R. Isaak y H.B. van der Raay realizaron las observaciones en Tenerife y Hawai.

un conjunto de observaciones de velocidad para todo el disco solar que se extendía a unos tres meses de 1981. Los espectros de frecuencia de sus datos mostraron la misma estructura regular advertida en los del polo Sur, pero con resolución todavía más alta.

Las regularidades en las frecuencias medidas de los modos de bajo grado proporcionan una espectacular confirmación de que la explicación teórica de las oscilaciones solares es en sus grandes líneas correcta. No obstante, los valores reales de las frecuencias discrepan algo de los predichos por el modelo solar típico. Las discrepancias entre las frecuencias observadas y predichas no llegan al 0,3 por ciento; ahora bien, tan pequeña diferencia representa unas 10 veces la incertidumbre observacional para estos modos. Es también bastante mayor que las incertidumbres inherentes al método de predicción de frecuencias seguido de acuerdo con el modelo típico. Está claro que se requieren cambios importantes en el propio modelo.

Ciertas hipótesis acerca del origen o evolución del Sol que se apartan del punto de vista típico crean un modelo que se ajusta mejor a las observaciones. Afirma una de tales hipótesis que las proporciones iniciales de hidrógeno y helio en el interior solar diferían de las de las capas superficiales, en virtud de las heterogeneidades de la nube de gas a partir de la cual se condensó el Sol. Los modelos que parten de esta hipótesis predicen una velocidad del sonido en el interior solar ligeramente diferente de la que se admite en el modelo típico, y por tanto, frecuencias resonantes ligeramente distintas.

Uno de tales modelos, caracterizado por una notable sobreabundancia de helio en el núcleo y una temperatura de éste algo más alta, se ajusta a los datos de observación mucho mejor de lo que lo hace el modelo típico. Desgraciadamente, el flujo de neutrinos predicho por este modelo es todavía mayor –y más alejado del medido– que el propuesto por el modelo típico. Otro modelo, con una proporción más baja de helio en el núcleo y una temperatura en éste más baja que la del modelo típico, proporciona buena concordancia con el flujo de neutrinos observado, pero su desacuerdo con las oscilaciones medidas es todavía mayor que en el modelo típico.

Parece ser que los modelos no típicos plausibles, que suponen una composición química inicial que varía con la profundidad, no pueden dar cuenta al mismo tiempo de las frecuencias de oscilación medidas y del flujo de neutrinos observado. Una manera de reconciliar ambos conjuntos de observaciones estriba en suponer que el núcleo está momentáneamente más frío de lo normal, lo que daría cuenta del inesperadamente bajo flujo de neutrinos. Si esta condición transitoria fuese de duración suficientemente corta, apenas

afectaría a la emisión de luz de la superficie visible. Como los modos acústicos son sondas bastante poco sensibles al propio núcleo, una temperatura de éste anómalamente baja no daría frecuencias muy distintas de las observadas. Pero sin otra información del núcleo, la idea debe quedar en pura especulación.

Afortunadamente, hay una clase distinta de oscilaciones resonantes, que alcanza su máxima amplitud cerca del núcleo y deben ser, por tanto, sondas sensibles a las condiciones que se den allí. Hablamos de las ondas gravitatorias internas: oscilaciones de partículas del fluido, por encima y por debajo de su posición de equilibrio. Mientras que la presión es la fuerza recuperadora en el caso de las ondas acústicas, en el de las ondas gravitatorias lo es la fuerza ascensional arquimediana. Las ondas gravitatorias pueden propagarse sólo en regiones de estratificación estable; así, se hallan en gran parte confinadas en el interior profundo, por debajo de la zona inestable de convección.

El período de una onda gravitatoria resonante viene determinado por su tiempo de propagación en la región donde está confinada. El tiempo de propagación, a su vez, depende de la frecuencia con la que una partícula oscila en el medio cuando se la ha separado de su posición de equilibrio según la vertical. Esta frecuencia es el resultado de los gradientes verticales de presión y densidad.

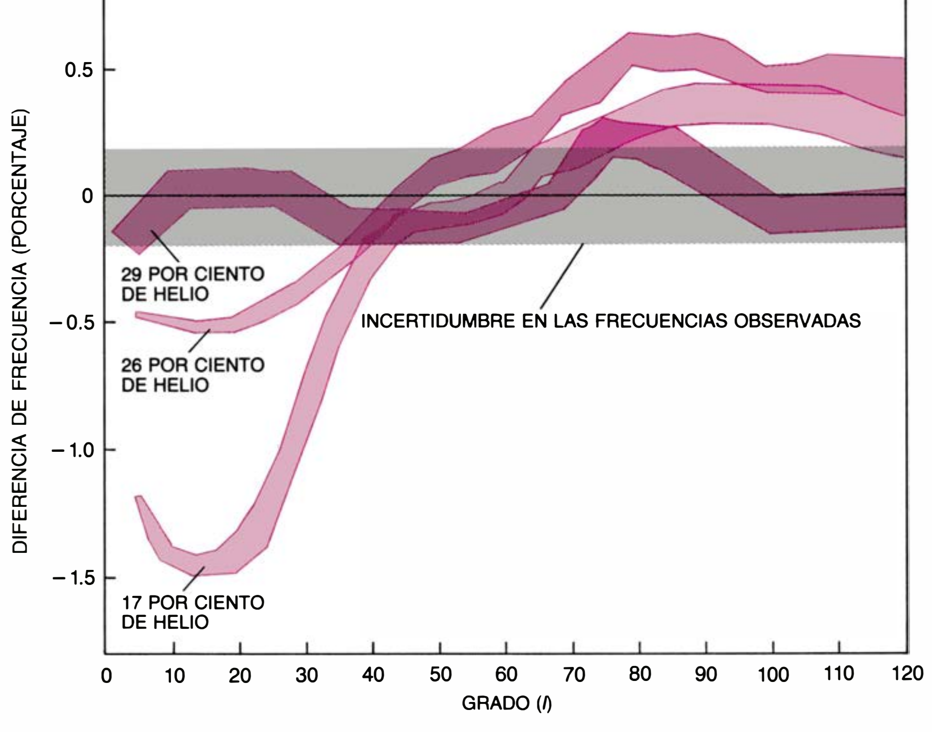
Por estar las ondas gravitatorias en su mayor parte confinadas en el interior profundo, resulta difícil detectarlas en superficie. Los únicos modos gravitatorios que podrían aparecer claramente en superficie, en forma de variaciones en la velocidad radial y en el brillo, son los de bajo grado: son los que experimentan la menor atenuación en la zona de convección. Pero tampoco la observación de esos modos es fácil, porque aparecen como ondas de pequeña amplitud y sus períodos duran una hora o más. Además, la teoría predice gran abundancia de los modos gravitatorios, con sus frecuencias estrechamente espaciadas. Debido a esto sería preciso tiempos de observación que se prolongaran meses e incluso años para determinar las frecuencias de los modos gravitatorios internos con exactitud suficiente para emplearlos en el estudio de la estructura solar.

Varios grupos han informado acerca de oscilaciones que pueden representar modos gravitatorios internos. Andrei Severny, Valeri Kotov y sus colaboradores, del Observatorio Astrofísico de Crimea, contemplaron una oscilación presumible que tenía un período de 160,01 minutos: las observaciones hechas por Philip H. Scherrer y John M. Wilcox, de la Universidad de Stanford, revelaron un modo similar. Es algo sorprendente, sin embargo, que en los datos aparezca en forma prominente un solo modo, en vez del bosque de picos que la teoría predice. Como el período observado es casi exactamente la novena parte de un día, es posible que algunos efectos sutiles de la atmósfera terrestre creen una señal de oscilación espuria.

Sin embargo, los espectros de frecuencia de las observaciones de Stanford revelaron otros posibles modos gravitatorios. Predice la teoría que los períodos de los modos gravitatorios deben estar uniformemente espaciados. Usando esta predicción como herramienta diagnóstica, Philip Delache, del Observatorio de Niza, y Scherrer identificaron provisionalmente una docena de modos gravitatorios con períodos de entre tres y cinco horas.

Las diferencias entre los períodos de estos supuestos modos gravitatorios son algo mayores que el espaciado predicho por el modelo solar típico, lo que sugiere que la frecuencia de oscilación arquimediana en el interior solar profundo es baja, contrariamente a lo esperado. Podría ocurrir que los gradientes de densidad y presión fueran allí inferiores a lo que se cree, debido, quizás, a que el helio se halle más mezclado en todo el núcleo de lo que da a entender el modelo solar típico. Si se confirma, este resultado contradiría la prueba de un núcleo inmixto, aportada por el espaciado de las frecuencias de los modos acústicos de bajo grado. El estudio de los modos gravitatorios internos está andando todavía sus primeros pasos, aunque es muy prometedor para el sondeo heliosísmico del propio núcleo solar.

La mayoría de los problemas abordados por la heliosismología se refieren a la estructura radial del Sol: su variación con la profundidad. La técnica proporciona también un poderoso método para el estudio de los movi-



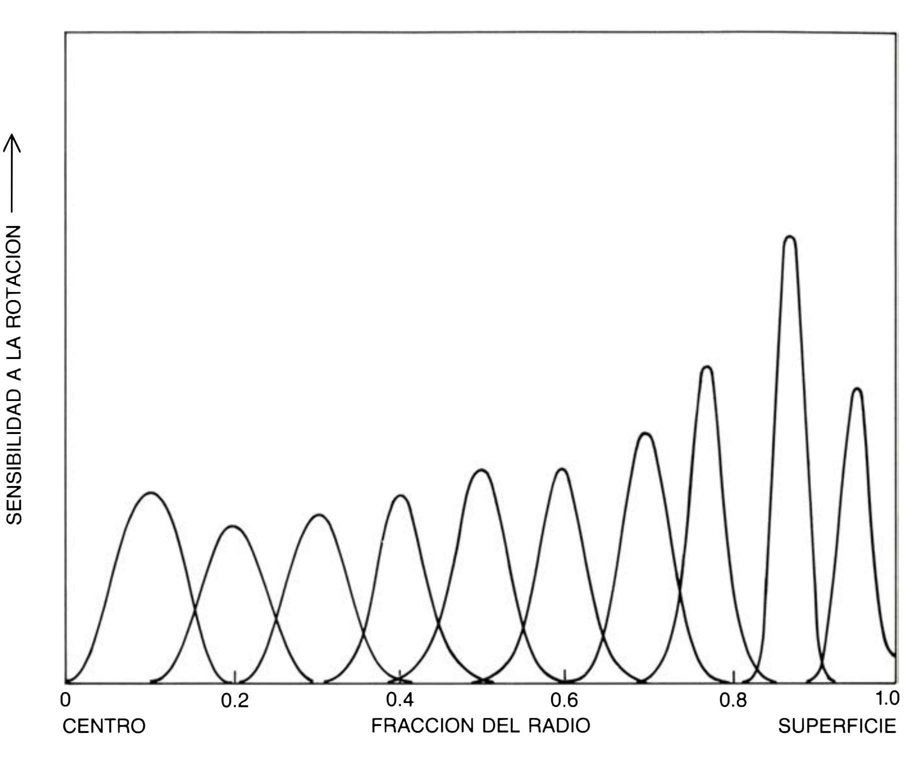
9. DISCREPANCIA ENTRE OBSERVACION Y TEORIA: varía en razón de la abundancia de helio que aceptemos para el interior solar. El gráfico indica las diferencias entre las frecuencias teóricas y las observadas para oscilaciones solares que varían de grado (*l*), pero comparten un orden radial (*n*) de 13. Las curvas corresponden a las frecuencias predichas a partir de modelos del Sol que suponen la abundancia observada de helio en superficie, pero una abundancia en su interior profundo que varía como se indica. El modelo con 26 por ciento de helio implica que éste se distribuía uniformemente por la nube de gas de la que se formó el Sol; los modelos con 17 y 29 por ciento de helio suponen heterogeneidades iniciales. El grosor de cada curva refleja incertidumbres en el comportamiento teórico de las oscilaciones en la superficie; la banda horizontal representa incertidumbres observacionales. El modelo con alto contenido de helio se ajusta mejor a los datos de las oscilaciones, pero daría lugar a un flujo de neutrinos mucho mayor que el observado. El modelo con bajo contenido de helio, que resolvería el problema de los neutrinos, está en conflicto con las oscilaciones. Los gráficos se fundan en el trabajo teórico de Ulrich y las observaciones de Duvall y Harvey.

mientos horizontales bajo la superficie solar. Tales movimientos reflejan la rotación del Sol y su convección en gran escala. El conocimiento de la variación de la velocidad de rotación con la profundidad y la latitud y un cuadro más claro de las corrientes bajo la superficie son esenciales en el esfuerzo de descifrar la complicada dinámica de la zona de convección. Pueden también conducir a un mejor conocimiento de la interacción de la rotación y la convección que genera los campos magnéticos del Sol y las otras estrellas.

Las ondas acústicas son sensibles a los movimientos horizontales de los gases bajo la superficie, por la sencilla razón de que los movimientos del gas tienden a trasladar las ondas consigo. Las ondas que se propagan en la dirección de los movimientos subsuperficiales se moverán con rapidez mayor de lo que lo harían en un medio estático. De aquí que las crestas pasarán por un punto fijo con mayor velocidad y la frecuencia que se medirá será más alta. De modo semejante, las mediciones de las frecuencias de las ondas que se propagan en contra del movimiento serán más bajas. Las frecuencias de dos modos que avanzan en sentido opuesto en el seno de una corriente subsuperficial, e idénticos en todo lo demás, se desdoblan, separándose un poco. La magnitud de la separación da la velocidad de la corriente promediada a lo largo del dominio de profundidad y latitud dentro del cual están confinados los modos. Tomadas en conjunto, las diferencias de frecuencias de muchos modos perfilan una idea de la rotación diferencial del Sol y de sus movimientos convectivos de gran escala.

Según se cree, las mayores de entre las configuraciones convectivas, conocidas por células gigantes, tienen una forma parecida a la de plátanos que se orientaran de norte a sur y se situaran, uno junto a otro, en la zona de convección; su anchura es comparable a la profundidad de la zona de convección, unos 200.000 kilómetros. Aunque no se han observado directamente las células gigantes, modelos de la convección solar elaborados con auxilio de un superordenador por Peter A. Gilman, del Centro Nacional de Investigación Atmosférica en Boulder, Colorado, y Gary A. Glatzmaier, del Laboratorio Nacional de Los Alamos, predicen su existencia. Las configuraciones en gran escala del campo magnético superficial del Sol, también sugieren la existencia de células gigantes.

Se cree que las corrientes horizontales de las células gigantes presentan su máxima intensidad bajo la superficie visible del Sol. Las células gigantes podrían, por tanto, producir corrimientos mensurables en las frecuencias de los modos acústicos que se propagasen en su seno; es probable que los corrimientos adquieran cierta entidad cuando los modos son de alto grado y, por tanto, tengan una longitud de onda horizontal pequeña en comparación con las dimensiones de las células. La separación entre las dos frecuencias se dilataría y disminuiría en el curso de varios días, conforme las células gigantes fueran entrando y saliendo en la porción visible del disco solar. Frank Hill y Lawrence J. November, del Observatorio Solar Nacional en Pico Sacramento, en Sunspot, Nuevo México, trabajando con Gough y Toomre, detectaron tales variaciones en la separación de las frecuencias. Las observaciones sugieren que la circulación en las células gigantes alcanza velocidades horizontales de más de 100 metros por segundo debajo mismo de la superficie del Sol.



10. SENSIBILIDAD de las oscilaciones observadas en la superficie solar a la rotación dentro del Sol. Se indica para diversas profundidades. El método mediante el cual se calcula la rotación interna a partir de las observaciones de superficie se denomina teoría de la inversión; se combinan matemáticamente datos de un gran número de modos, cada uno de los cuales representa una muestra de las propiedades a lo largo de diferentes intervalos de profundidad que se solapan en parte. El método, que también se usa para otras propiedades del interior solar, da resultados cuya resolución en profundidad aumenta cuanto mayor es el número de modos considerado; así, el grosor de cada curva es inverso de la precisión con la que el cálculo de la velocidad de rotación se puede asignar a una profundidad específica. Jørgen Christensen-Dalsgaard, de la Universidad de Aarhus, y Douglas O. Gough, de la de Cambridge, realizaron los cálculos de este gráfico.

La heliosismología ha demostrado también su potencia a la hora de estudiar la rotación interna del Sol. Se cree que éste giraba tiempo atrás mucho más rápidamente de lo que lo hace hoy; su actual período es de unos 25 días en el ecuador y 33 en la cercanía de los polos. En su superficie, el Sol cede momento cinético al viento que genera mediante gases que escapan, pero el interior no está sometido a pérdida de momento cinético. Parece razonable esperar que el interior profundo, más allá de las profundidades en que las corrientes convectivas alcanzan y redistribuyen el momento cinético, podría estar girando más deprisa que la superficie.

Las separaciones de frecuencia que resultan de la rotación solar fueron observadas recientemente en modos acústicos por Thomas L. Duvall, Jr., del Centro de Vuelos Espaciales Goddard de la Administración Nacional de Aeronáutica y del Espacio, y John W. Harvey, del Observatorio Solar Nacional de Tucson. El análisis de sus resultados sugiere que la velocidad de rotación decrece realmente despacio con la profundidad en gran parte del interior solar, aunque los datos suministran indicios de que el núcleo solar propiamente dicho gira más deprisa que el resto del astro. Los resultados concernientes al núcleo no son concluyentes porque los modos acústicos carecen de la sensibilidad suficiente que nos aclare

las condiciones allí reinantes. Sin embargo, la rotación a profundidades menores, lenta en comparación, parece estar definida con nitidez, y se halla en completo desacuerdo con lo que se esperaba encontrar basándose en la pérdida inferida de momento cinético por parte de las capas superficiales. Nuevas observaciones realizadas por Timothy M. Brown, del Centro Nacional de Investigación Atmosférica, obscurecen más el misterio: muestran que, debajo mismo de la superficie, la velocidad de rotación es casi constante con la latitud, en contraste con lo que se aprecia en superficie. Ambos resultados juntos plantean un importante problema a las teorías dinámicas del Sol.

Los resultados de la heliosismología consolidan la teoría de la gravitación de Einstein. Se sabe que el perihelio de la órbita de Mercurio (el punto de máxima proximidad al Sol en la órbita del planeta) experimenta precesión: varía ligeramente con cada revolución. La mayor parte, aunque no la totalidad de la precesión, resulta de los efectos gravitatorios de los otros planetas; uno de los triunfos de la teoría de Einstein fue que pudo explicar el exceso de precesión en virtud de la curvatura del espacio y el tiempo producida por el campo gravitatorio del Sol.

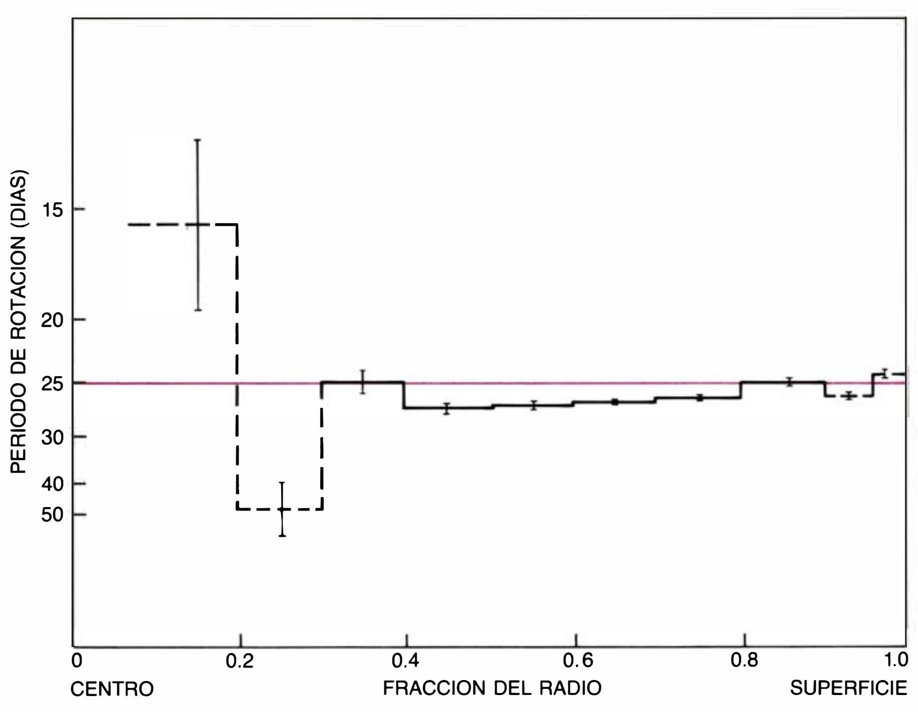
La explicación supone que el campo gravitatorio del Sol tiene simetría esférica. Si el interior solar estuviera deformado por una rápida rotación, como Robert H. Dicke, de la Universidad de Princeton, ha propuesto, el achatamiento contribuiría también a la precesión, y la teoría de Einstein debería modificarse. De hecho, Henry A. Hill y sus colaboradores, de la Universidad de Arizona, han detectado fluctuaciones del brillo en el borde del disco solar que atribuyen a diversos modos acústicos y gravitatorios; datos que les llevaron a concluir que gran parte del interior solar giraba tan deprisa que había que modificar la teoría de la gravitación.

No obstante, las separaciones de las frecuencias acústicas indican velocidades internas de rotación que no darían por resultado un aplastamiento suficiente del interior solar para invalidar la explicación de la precesión dada por Einstein. Aun cuando el propio núcleo del Sol estuviera girando rápidamente, la rotación más lenta del resto del interior solar significa que el efecto neto de la rotación sobre el potencial gravitatorio solar es pequeño.

La heliosismología ha proporcionado ya información importante acerca de las características del interior solar. Pero las grandes posibilidades de la técnica esperan la llegada de mejores observaciones. Para resolver modos de oscilación que tienen frecuencias muy próximas, se necesitarían datos que cubriesen meses o tal vez años. Para realizar tales seguimientos debería establecerse una red de observatorios separados en longitud alrededor del globo, de suerte tal que al menos uno de los puntos recibiera siempre luz solar y no estuviera limitado por el mal tiempo. Los grupos de Birmingham y Niza están ya desarrollando tales redes para observaciones de la luz solar no focalizada, mientras que los científicos solares de los Observatorios Nacionales de Astronomía Optica proyectan una distribución global de telescopios de imagen, pensada para registrar modos con un grado 100 o superior.

También se necesitan mejores datos de oscilaciones de grado bastante más alto, que transportan la mejor información acerca de la estructura y corrientes horizontales en la zona de convección. Como los movimientos producidos por tales oscilaciones tienen una escala horizontal pequeña, su estudio requiere datos con alta resolución espacial. La mejor manera de obtenerlos es desde el espacio, por encima de la turbulencia atmosférica que deforma la estructura fina de los pormenores solares cuando se observa desde el suelo. Los satélites equipados para medir la distribución de velocidades en pequeña escala sobre la superficie del Sol se acomodarían óptimamente en una órbita alrededor del punto interno de Lagrange, punto de equilibrio gravitatorio entre la Tierra y el Sol. El punto interno de Lagrange tiene una velocidad radial muy pequeña con respecto al Sol; así, un satélite que describiese órbitas en torno a él podría realizar observaciones de velocidades del Sol con una precisión sin precedentes. Tal satélite respondería también a la necesidad de observaciones ininterrumpidas, ya que el punto interior de Lagrange está continuamente iluminado por la luz solar.

Un detector de oscilaciones capaz de elaborar imágenes y transportado a bordo de un satélite podría estar en órbita en el decenio de 1990 como parte de una misión conjunta de la NASA y la Agencia Espacial Europea. Relacionado con una red de observatorios en superficie terrestre, tal instrumento permitiría a los investigadores aprovechar al máximo la heliosismología como herramienta para la exploración del interior solar.



11. ROTACION INTERNA DEL SOL. Se calculó a partir de las diferencias de frecuencias observadas para modos idénticos que se propagan en direcciones opuestas. Los modos presentaban la mínima sensibilidad a la rotación cerca del núcleo y en la proximidad de la superficie. Las líneas de trazos indican la incertidumbre del análisis en esas zonas y las barras de error cuantifican la incertidumbre de las observaciones. La línea horizontal denota el período de rotación en superficie en el ecuador. Los datos revelan que, en gran parte del interior solar, la velocidad de rotación decrece lentamente con la profundidad en lugar de aumentar deprisa, como se había supuesto. El núcleo, sin embargo, quizás esté girando más rápidamente que el resto del Sol. Duvall y Harvey realizaron las observaciones y las analizaron en colaboración con Wojciech Dziembowski, adscritos al Centro Astronómico Copérnico en Polonia, Philip Goode, Gough y Leibacher.

Oligosacarinas

Fragmentos de la pared vegetal actúan de reguladores. Participan en el control de funciones tales como el crecimiento, desarrollo, reproducción y defensa contra las enfermedades microbianas

Peter Albersheim y Alan G. Darvill

Las plantas superiores están constituidas por multitud de células, y todas ellas contienen la misma dotación de genes. ¿A qué se debe, entonces, la existencia de tipos celulares distintos, dotados de funciones y formas tan diferentes como las que muestran raíces, tallos, hojas, flores y frutos? La respuesta señala que, en cualquier tipo, sólo una pequeña fracción de los genes de cada célula se expresan, esto es, se ponen en funcionamiento, en un momento dado. Un sistema complejo de mensajeros químicos activa los genes responsables de la formación de flores en algunas células, por ejemplo, y los genes responsables de la formación de las raíces en otras células.

Los mensajeros químicos de las plantas reciben el nombre de hormonas, o moléculas reguladoras. Se han identificado cinco hormonas principales: auxina, ácido abscísico, citoquinina, etileno y giberelina. Nuestro grupo ha descrito una nueva clase de moléculas reguladoras, a las que hemos dado el nombre de oligosacarinas. Todas ellas parecen transmitir un mensaje que regula una función particular de la planta; la defensa contra enfermedades, el crecimiento o la diferenciación en el curso del desarrollo, ya sea para la formación de raíces, tallos, hojas, flores o frutos.

A diferencia de las oligosacarinas, las cinco hormonas vegetales citadas son pleiotrópicas: su actividad no es específica, pues ejercen más de un efecto sobre el crecimiento y el desarrollo de la planta. La auxina, por ejemplo, estimula el ritmo de la elongación celular, determina que los brotes crezcan hacia arriba y que las raíces lo hagan hacia abajo e inhibe el crecimiento de brotes laterales. También insta a la planta a producir una segunda hormona (el etileno), que favorece el desarrollo del sistema vascular y la formación de raíces laterales. Las otras cuatro hormonas presentan un conjunto similarmente complejo de funciones. De hecho, son tan numerosos sus efectos simultáneos, beneficiosos unos y perjudiciales otros, que su valor comercial en agricultura resulta bastante pobre. Por ejemplo, una misma hormona puede producir, al mismo tiempo, un efecto beneficioso, como es el del aumento de la movilización de las sustancias de reserva, y otro perjudicial, como el de la caída de la hoja.

El pleiotropismo que presentan las cinco hormonas vegetales principales es análogo al de ciertas hormonas animales que, al estimular una glándula, liberan otras muchas hormonas. Por ejemplo, las hormonas hipotalámicas del cerebro instan al lóbulo anterior de la hipófisis a sintetizar y liberar varias hormonas, entre las que se cuenta la corticotropina. Esta, a su vez, estimula la liberación de otras por parte de la corteza suprarrenal. Las demás hormonas liberadas por el lóbulo anterior de la hipófisis tienen también efectos específicos sobre diversos órganos del cuerpo. Una, por ejemplo, estimula la glándula tiroides; otra, las células foliculares del ovario, etcétera. En otras palabras, existe una jerarquía hormonal.

Entendemos que tal jerarquía debe darse también en el mundo vegetal. Las oligosacarinas son fragmentos de la pared celular. Se liberan de ella por acción de ciertas enzimas, cada una de las cuales libera distintas oligosacarinas. Existen indicios de que las hormonas vegetales pleiotrópicas, como la auxina y la giberelina, puedan actuar a través de la activación de enzimas que liberen de la pared celular esos otros mensajeros químicos mucho más específicos.

Nuestro descubrimiento de las oligosacarinas es el fruto de muchos años de trabajo simultáneo en dos proyectos, entre los cuales no sospechábamos que existiese ninguna relación. Ambos se desarrollaban en nuestro laboratorio de la Universidad de Colorado en Boulder. El primer proyecto trataba de elucidar la estructura de la pared de la célula vegetal. La notable complejidad de sus componentes nos sugirió que quizá sus funciones no se limitaran a un mero papel estructural. La segunda línea de investigación iba dirigida al estudio de las moléculas implicadas en la defensa de la planta contra las enfermedades. Esta investigación apuntaba directamente a la posibilidad de que la pared celular actuara de pseudo-glándula: un almacén de precursores de una clase de moléculas reguladoras que, al liberarse, controlarían numerosas funciones vegetales.

Las células de las plantas se caracterizan por la presencia de una envoltura semirrígida, la pared celular. Una de las funciones de la pared es mecánica: confiere a la célula, y en definitiva a la planta, rigidez y forma. Se sitúa por fuera de la membrana plasmática, que es la que define químicamente el límite del citoplasma celular. La pared celular es permeable a la mayoría de las moléculas, mientras que la permeabilidad de la membrana plasmática es extraordinariamente selectiva: está capacitada para controlar la entrada de metabolitos en el interior de la célula, así como el transporte hacia el exterior de los componentes de la pared celular y de otras moléculas sintetizadas en el citoplasma. La pared "primaria" de una célula joven es delgada, pero rápidamente adquiere cierto grosor. En una célula madura y que haya alcanzado ya su máximo desarrollo, la pared "secundaria" es mucho más gruesa y puede asumir una forma más distintiva que la del habitual paralelepípedo de la pared primaria.

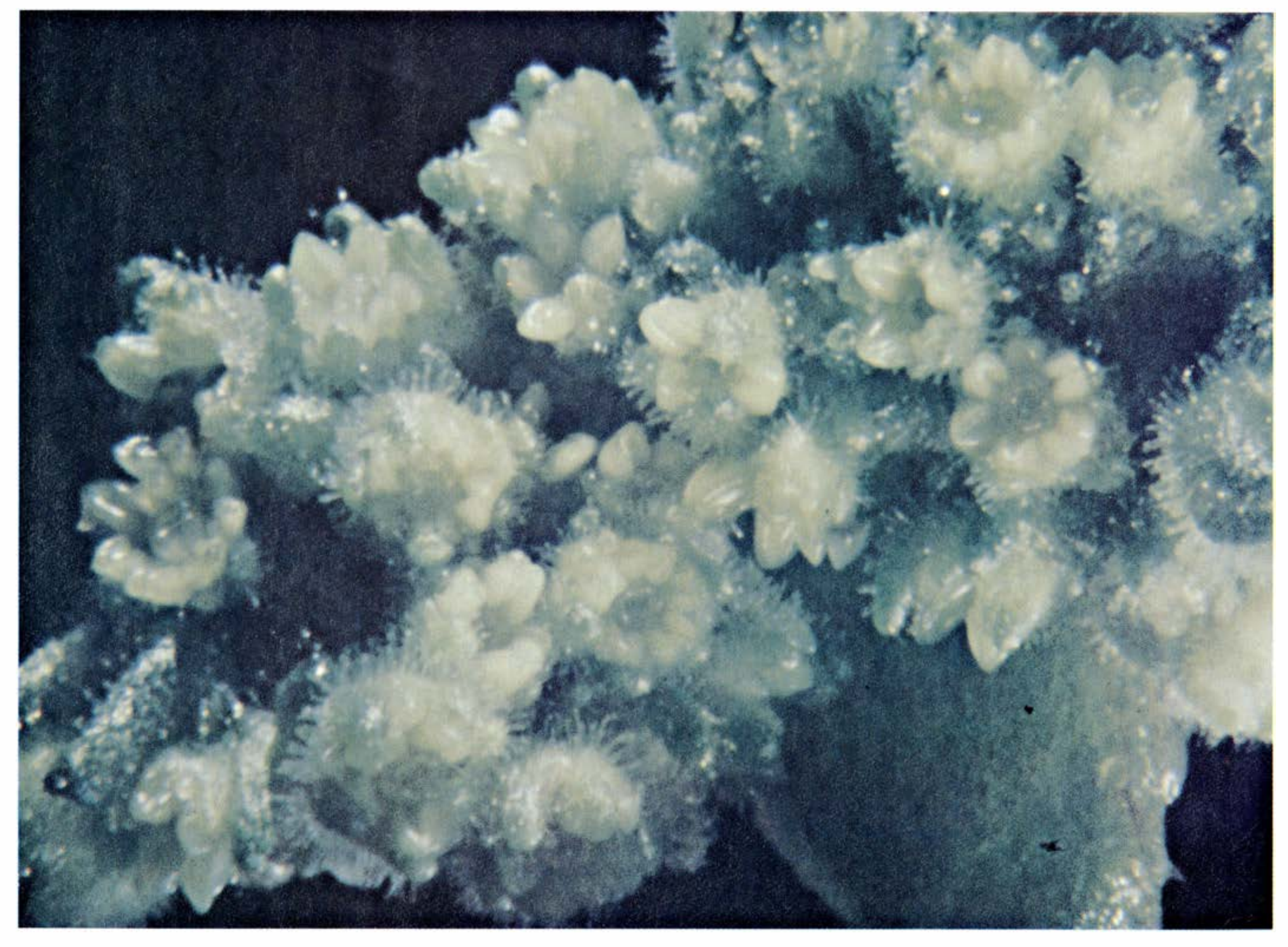
Nuestro grupo abordó el estudio de las paredes primarias, constituidas casi en su totalidad (alrededor del 90 por ciento) por polisacáridos, macromoléculas formadas por azúcares simples (monosacáridos) conectados entre sí.

(Las proteínas constituyen el 10 por ciento restante de la pared.) La mayor parte de los monosacáridos de la pared celular son pentosas o hexosas: poseen cinco o seis átomos de carbono, junto con los correspondientes átomos de hidrógeno y de oxígeno.

La D-glucosa es el azúcar predominante en la pared bacteriana; de hecho, es el azúcar que abunda más en la naturaleza. (Los nombres de los monosacáridos van a menudo precedidos por una D o una L. Ese prefijo define la orientación del grupo funcional unido a uno de los átomos de carbono –el carbono 5 en una hexosa–. La mayoría de los azúcares de las paredes celulares primarias sólo existen en una de las dos configuraciones y, por ello, de ordinario puede uno referirse a un monosacárido sin la indicación del prefijo.) La estructura de la glucosa es la típica de todos los monosacáridos que se encuentran en las paredes celulares. En solución acuosa, la glucosa puede presentarse como una cadena abierta de seis átomos de carbono, pero con mayor frecuencia adopta la forma de anillo, en el cual un átomo de oxígeno conecta el carbono 1 con el carbono 5. En la forma de anillo, el carbono 1 tiene directamente unidos a él un átomo de hidrógeno y un grupo hidroxilo (OH). Existen dos versiones del anillo, pues el hidrógeno y el hidroxilo pueden orientarse de dos maneras, conocidas como alfa y beta. En solución, la forma de cadena abierta y las formas correspondientes a los anillos alfa y beta se interconvierten entre sí continuamente.

En polisacáridos y oligosacáridos (pequeños polisacáridos que contienen de dos a quince monosacáridos), los monosacáridos están unidos uno a otro por el característico enlace glicosídico. Esta unión covalente (en la que los átomos comparten pares de electrones) se forma cuando el carbono 1 de un azúcar en la configuración de anillo se une a un átomo de carbono diferente de otro azúcar. Se pierde una molécula de agua de los grupos hidroxilo unidos a ambos átomos de carbono, quedando un único átomo de oxígeno, que conecta las dos unidades de azúcar.

Puesto que los átomos de hidrógeno y de oxígeno unidos al carbono 1 de un azúcar pueden adoptar una de las dos posibles orientaciones, alfa o beta, existen enlaces glicosídicos alfa y beta. Aunque la diferencia entre ambos tipos de enlace pueda parecer pequeña, dos azúcares iguales dan lugar a disacáridos radicalmente distintos según estén unidos por un enlace de un tipo u otro. Por ejemplo, dos moléculas de glucosa unidas por un enlace glicosídico alfa entre el carbono 1 de una y el 4 de otra forman el disacárido maltosa; la unión repetida de esas moléculas constituye el polisacárido almidón. Sin embargo, dos moléculas de glucosa unidas por un enlace glicosídico beta en las mismas posiciones constituyen la celobiosa; una cadena larga de moléculas de glucosa unidas de ese modo constituye el polisacárido celulosa. La celulosa es



1. FLORES desarrolladas a partir de un fragmento de tallo de la planta del tabaco mantenido en un medio de cultivo líquido. Cada flor posee un ovario en el centro, rodeado por cinco anteras y numerosos pétalos y sépalos, escasamente desarrollados. Los autores y sus colaboradores consiguieron que el fragmento del tallo diese flores añadiendo al medio substancias descubiertas recientemente, las denominadas oligosacarinas. Se trata de oligosacáridos (breves cadenas de moléculas de azúcar) derivados de otras moléculas de las paredes celulares de la planta; actúan a modo de hormonas, o moléculas reguladoras. Su acción es más específica que la de las hormonas conocidas hasta ahora. Se ha demostrado que cada oligosacarina ejerce un efecto distinto sobre el desarrollo de la planta.

idéntica al almidón en lo que se refiere a su composición química, pero sus propiedades son muy diferentes.

La celulosa es el polisacárido mejor conocido de cuantos forman parte de la pared celular. Su cadena corresponde a la de un glucano (una cadena formada exclusivamente por unidades de glucosa), en el que las moléculas de monosacárido están unidas entre sí por enlaces glicosídicos beta entre el carbono 1 y el carbono 4. Las cadenas son lineales y, en la pared primaria, se agregan entre sí para formar fibras que contienen alrededor de 40 cadenas cada una. Las fibras de celulosa son las responsables principales de la rigidez de la célula. Están incrustadas, como las barras de acero que refuerzan el hormigón, en una matriz de otras moléculas, la mayoría también polisacáridos.

La matriz de una típica pared celular primaria está compuesta al menos por ocho polisacáridos. Seis de ellos se conocen bien. Se trata de los homogalacturonano, ramnogalacturonano I, ramnogalacturonano II, xiloglucano, arabinogalactano y glucuronarabinoxilano. El nombre de cada uno de ellos se deriva del de los principales monosacáridos que lo constituyen. Por ejemplo, los dos azúcares más abundantes en el ramnogalacturonano II son la ramnosa y el ácido galacturónico, aunque el polisacárido incluye, cuando menos, otros ocho azúcares.

Hasta hace muy poco se suponía que la estructura de los polisacáridos de la matriz se asemejaba bastante a la de la celulosa: agrupaciones de moléculas de monosacáridos unidos entre sí siguiendo patrones bastante regulares, predecibles y de fácil detección. Sin embargo, la realidad ha resultado ser muy distinta, y sus estructuras son bastante más complejas de lo que se esperaba. Mientras que la celulosa está formada por unidades idénticas de azúcar, unidas entre sí del mismo modo repetitivo, los polisacáridos de la matriz, por el contrario, están constituidos por dos o más tipos de azúcar, unidos a su vez por distintos tipos de enlace glicosídico. Dos moléculas de un azúcar de seis carbonos, tal como la glucosa, pueden unirse entre sí de 64 maneras distintas; tres moléculas de azúcares diferentes podrían enlazarse nada menos que de 1000 maneras distintas. Puesto que un único polisacárido puede incorporar cientos o incluso miles de monosacáridos, el número de posibilidades de organización estructural es ciertamente asombroso; resultaría difícil determinar cuántas de esas posibles estructuras serían viables en circunstancias reales. La complejidad estructural de los polisacáridos de la pared se ve a menudo incrementada por la presencia de otros grupos funcionales, como éteres metílicos y ésteres de metilo o de acetilo.

Llegamos a tener idea del alcance y significado de esa complejidad gracias a la ayuda de las modernas técnicas analíticas. Degradamos la pared celular con diversas enzimas que liberan polisacáridos específicos y los sometimos a análisis valiéndonos de nueva instrumentación cromatográfica y espectrométrica asistida por ordenadores. Estas técnicas han revelado rasgos estructurales que anteriormente resultaban inaccesibles. Por ejemplo, hace poco hemos descubierto la presencia de dos "nuevos" azúcares en la pared de la célula vegetal: el ácido acérico y el KDO.

Ambos se han identificado como componentes minoritarios del ramnogalacturonano II, cuya estructura pone de manifiesto la extrema complejidad de los polisacáridos de la pared celular. El contenido en ramnogalacturonano II corresponde aproximadamente al tres por ciento de la pared celular primaria de las dicotiledóneas (plantas de hoja ancha con un patrón reticular venoso); se halla también, aunque en proporciones menores, tanto en las monocotiledóneas (plantas de hoja estrecha con venas paralelas) como en las

D-GLUCOSA
D-GALACTOSA
D-MANOSA
L-FUCOSA
L-ARABINOSA
D-XILOSA
D-APIOSA
L-RAMNOSA
ACIDO D-GALACTURONICO
ACIDO D-GLUCURONICO
ACIDO L-ACERICO
ACIDO 3-DESOXI-D-MANO-OCTULOSONICO (KDO)

2. DOCE AZUCARES (monosacáridos) componentes de la pared celular primaria de las plantas, representados esquemáticamente con el anillo comprimido en un solo plano. Las hexosas (moléculas de seis carbonos) D-glucosa, D-galactosa y D-manosa son estereoisómeros que sólo difieren en la orientación de los grupos funcionales unidos a sus átomos de carbono. La L-fucosa y la L-ramnosa carecen de un grupo hidroxilo (OH) en el carbono 6. Las pentosas L-arabinosa, D-xilosa y D-apiosa tienen sólo cinco átomos de carbono; el ácido 3-desoxi-D-manooctulosónico (KDO) tiene ocho, y todos los demás seis. El ácido D-galacturónico, el D-glucurónico, y el ácido L-acérico y el KDO llevan grupos carboxilo (COOH), de ahí que sean azúcares ácidos. Los símbolos D- y L- hacen referencia a la orientación en el espacio de los grupos funcionales unidos al carbono 5 de las hexosas, al carbono 4 de las pentosas y al carbono 6 del KDO. Sólo una de las dos posibles configuraciones (D o L) de cada azúcar se encuentra en las paredes celulares primarias. Estudios muy recientes, llevados a cabo con modernas técnicas asistidas por ordenadores y valiéndose de enzimas específicas, han puesto de manifiesto la presencia de KDO y ácido L-acérico en la pared primaria de los vegetales.

MALTOSA

CELOBIOSA

3. ENLACE GLICOSIDICO, la unión característica entre los azúcares en los polisacáridos. El carbono 1 de un monosacárido se une a un átomo de carbono de una segunda unidad de azúcar. La extracción de una molécula de agua a partir de los dos grupos hidroxilo (OH) de ambos carbonos deja libre un átomo de oxígeno, que conecta ambas unidades de azúcar. Puesto que el átomo de oxígeno unido al carbono 1 puede tener dos orientaciones distintas, existen dos versiones del enlace glicosídico, alfa y beta. La unión de dos moléculas de azúcar por los mismos carbonos, pero con enlaces glicosídicos distintos, produce resultados bien diferentes. Dos moléculas de glucosa unidas por un enlace alfa-glicosídico entre el carbono 1 de la primera molécula y el carbono 4 de la segunda (*izquierda*) constituyen el disacárido maltosa; muchas moléculas de glucosa unidas de ese modo constituyen el almidón. Un enlace beta-glicosídico entre el carbono 1 de una y el 4 de otra da lugar al disacárido celobiosa. La celulosa no es más que una cadena de moléculas de glucosa unidas mediante enlaces beta-glicosídico.

gimnospermas (entre las que se cuentan las coníferas).

Aislamos el ramnogalacturonano II tratando la pared celular primaria de células cultivadas de sicómoro con una enzima específica que libera la molécula del polisacárido. Solubiliza aproximadamente el 15 por ciento de la pared celular, incluido todo el ramnogalacturonano II. Purificamos seguidamente el ramnogalacturonano II hasta la homogeneidad, y advertimos que lo acompañaban diez azúcares diferentes, unidos entre sí al menos de 20 maneras distintas (mediante enlaces alfa y beta que unían distintos carbonos). Hemos establecido que el ramnogalacturonano II está formado por 65 unidades de monosacárido. Hasta ahora hemos caracterizado cinco oligosacáridos diferentes, que dan cuenta de la mayor parte de la cadena completa de los 65 monosacáridos. Se trabaja actualmente en la caracterización del resto de los componentes. Después habrá que averiguar cómo se ensamblan entre sí para determinar la estructura entera de tan complejísima molécula.

El ramnogalacturonano II parece ser mucho más complejo que cualquiera de los polisacáridos cuya estructura se haya determinado hasta la fecha. ¿Por qué habría de ser un componente obligado de las paredes celulares de todas las plantas analizadas? ¿Por qué los polisacáridos de la matriz de la pared celular no tienen una estructura sencilla, más parecida a la de la celulosa? ¿Por qué contienen, aparentemente, una información química muy superior a la que se requeriría para mantener la rigidez de la planta?

Algunas posibles respuestas proceden de nuestra investigación sobre las bases químicas de la resistencia de las plantas a la enfermedad. Los vegetales se defienden de hongos o bacterias patógenos mediante la producción de antibióticos, las llamadas fitoalexinas, en el mismo lugar de la infección. Los antibióticos no son proteínas y, por tanto, no son producto directo de la expresión génica. Lo que debe expresarse para que se elabore un antibiótico es el conjunto de genes que codifican las enzimas que catalizan su síntesis. Algún mensaje químico ha de comunicar la señal requerida para que tenga lugar la expresión.

¿Cuál es ese mensaje? En concreto: ¿existe algo en el microorganismo infectante que sirva de señal a la planta para que empiece a fabricar un antibiótico? Decidimos utilizar en nuestros trabajos un hongo que ataca a la soja, pues James A. Franck y Jack D. Paxton, de la Universidad de Illinois en Urbana-Champaign, habían desarrollado un método para determinar el nivel de la síntesis de un antibiótico ante la infección por ese hongo.

Averiguamos entonces que lo que las plantas reconocen es la presencia de un oligosacárido procedente del hongo, y que corresponde a un fragmento liberado de un polisacárido que, a su vez, es un componente estructural de la pared celular del hongo. El hallazgo constituyó una gran sorpresa. No se sabía que los oligosacáridos, las breves cadenas de azúcares sobre los que habíamos trabajado durante años, pudieran llevar información y ser portadores de mensajes químicos. Y, sin embargo, al añadir a células vegetales una mezcla de oligosacáridos (liberados por la rotura al azar de las paredes celulares de un hongo mediante un ácido) se instaba a las células vegetales a sintetizar las enzimas que catalizan la elaboración de antibióticos. Tales oligosacáridos podían, pues, considerarse moléculas reguladoras.

Nos dispusimos entonces a determinar la estructura del más pequeño de los fragmentos de la pared celular del hongo con capacidad para desencadenar en las células vegetales la síntesis de antibióticos. En principio, el problema no pareció ofrecer gran dificultad, pues el polisacárido de la pared celular con el que trabajábamos no era más que una cadena de glucosa. Sin embargo, pronto descubrimos que la cadena de glucano estaba ramificada, y de manera un tanto intrincada, con lo que el proyecto venía a constituir un desafío mucho mayor que lo que en un principio se imaginaba.

La degradación del polisacárido arrojó una mezcla compleja de oligosacáridos de diferentes tamaños, todos constituidos por glucosa. Separamos los oligosacáridos según el número de unidades de glucosa de cada uno y determinamos que el fragmento más pequeño capaz de estimular la síntesis de antibióticos era un hepta-beta-glucósido: un oligosacárido constituido por siete unidades de glucosa conectadas entre sí por enlaces beta-glicosídicos. Sin embargo, el hallazgo no resolvía exactamente la cuestión, puesto que, entre los fragmentos del glucano, existían ¡más de 300 variantes de tales hepta-beta-glucósidos! La separación de la forma activa de entre más de 300 formas inactivas resultó una tarea extraordinariamente difícil, dada la gran semejanza química que presentaban.

En 1974 emprendimos la purificación del oligoglucósido activo; la logramos 10 años después, y ello gracias a los espectaculares avances registrados en la instrumentación analítica. En 1983, Janice K. Sharp, alumna de nuestro la-

boratorio, completó con éxito el aislamiento y purificación de un heptaglucósido activo y otros cinco inactivos. Obtuvo, en el último paso, una pequeñísima cantidad de cada uno de los heptaglucósidos. En 1974 hubiéramos necesitado más de un gramo de cada heptaglucósido para descifrar su estructura. En 1983 la tecnología había avanzado de tal modo que, con sólo los 50 microgramos (50 millonésimas de gramo) de cada heptaglucósido que Sharp había aislado, se logró determinar su estructura.

A partir de esos resultados pudo establecerse que una planta reconoce y responde a una estructura muy precisa de un oligosacárido. La forma activa –la oligosacarina– y las formas inactivas del heptaglucósido son muy semejantes. Difieren sólo en las posiciones donde dos cadenas laterales (una única glucosa en cada una de ellas) se enlazan a la cadena principal (constituida por cinco unidades de glucosa unidas entre sí por enlaces beta-glicosídicos). Las posiciones de las cadenas laterales determinan cuál de los distintos heptaglucósidos corresponde a la forma activa [*véase la figura 5*]. La mera presencia de una milésima de millón (10^{-9}) de gramo del heptaglucósido activo basta para activar la síntesis de moléculas de ARN mensajero a partir del ADN correspondiente a los genes que codifican las enzimas responsables de la síntesis de antibióticos, lo que desencadena su elaboración. La función del antibiótico consiste en detener el crecimiento del hongo a partir del cual se ha originado el heptaglucósido.

El paso lógico a dar a continuación era replantearnos la pregunta que nos habíamos hecho acerca de los hongos, pero ahora expresada de este otro modo: ¿Qué tienen las bacterias que induce a la planta a fabricar antibióticos en el sitio de la infección? Michael G. Hahn, también alumno de licenciatura, investigó el efecto de varias especies bacterianas sobre la soja y obtuvo una respuesta sorprendente. Encontró que, en el caso de la infección bacteriana, el mensaje no provenía de la pared celular de la célula patógena, sino de las paredes celulares de la propia planta. La presencia de la bacteria provocaba la liberación de un oligosacárido a partir de uno de los polisacáridos de la pared celular. Y el oligosacárido liberado desencadenaba la producción de antibióticos por parte de las células vegetales vecinas. El oligosacárido activo resultó ser parte de un polisacárido péctico de la pared celular de la planta ("péctico" significa rico en ácido galacturónico, otro de los azúcares simples). Eugene A. Nothnagel, investigador en período de formación postdoctoral, descubrió que el oligosacárido activo era un oligogalacturónido: una sencilla cadena lineal de unidades de ácido galacturónico.

Charles A. West y sus colaboradores, en la Universidad de California en Los Angeles, confirmaron que un oligogalacturónido de las paredes celulares de la planta podía estimular las células de la propia planta para que fabricaran antibióticos. Y han descrito incluso un posible mecanismo de liberación de esa oligosacarina. En el caso del hongo que ataca al ricino (*Ricinus communis*), una enzima segregada por el hongo libera el oligogalacturónido de la pared celular de la planta. El oligogalacturónido –una oligosacarina– estimula en las células de la planta la fabricación de antibióticos. Keith R. Davis, otro estudiante, descubrió un mecanismo parecido al purificar una enzima procedente de *Erwinia carotovora,* un agente patógeno bacteriano para los vegetales. Davis advirtió que la enzima bacteriana liberaba un oligogalacturónido de la pared celular de la planta, tanto en la soja como en otras especies vegetales examinadas, y que estimulaba la producción de antibióticos en la soja.

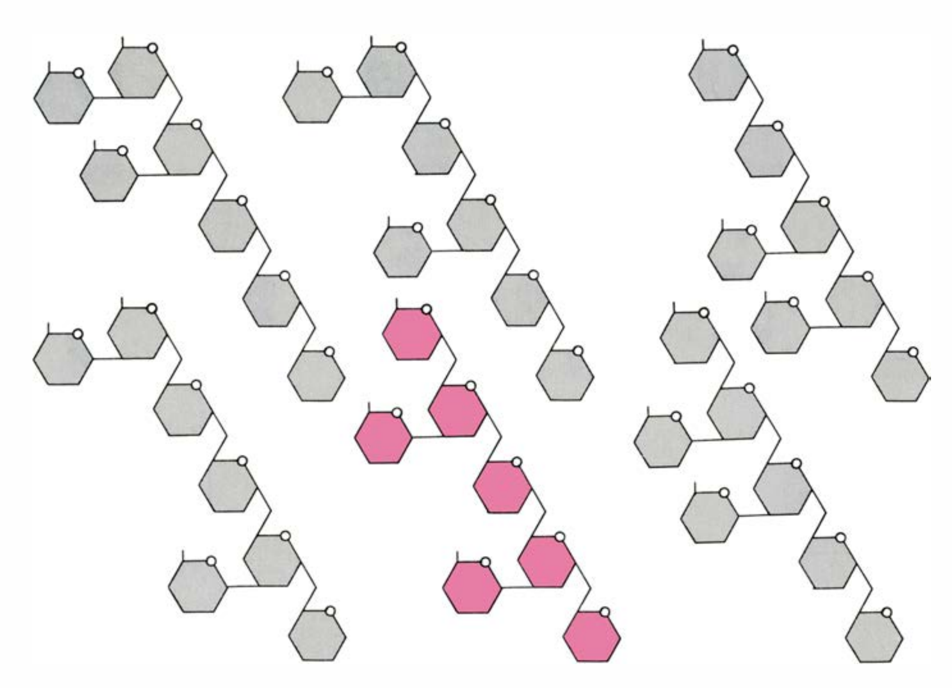
Otra variante más la descubrió un científico visitante en nuestro laboratorio, Gary D. Lyon. Observó que, al dañarse ciertas células vegetales, esas mismas células producían una enzima que liberaba oligosacáridos (supuestamente oligogalacturónidos) de las paredes de células vecinas, y que esos oligosacáridos instaban a los tejidos de la planta a sintetizar antibióticos. En otras palabras, cuando se produce algún daño en las células de una planta, ya sea debido a la acción de una bacteria, de un hongo o de un virus, la planta responde con la producción de antibióticos; no necesita "detectar" ninguna enzima aportada por el microorganismo.

Varios son, por tanto, los mecanismos que parecen conducir al mismo resultado: la liberación de un oligosacárido a partir de un polisacárido de su pared celular para que actúe de oligosacarina que desencadene la produc-

4. UNIDADES DE GLUCOSA enlazadas de diversas maneras. Se representan las estructuras de dos fragmentos de beta-glucanos (moléculas constituidas exclusivamente por unidades de glucosa empalmadas por enlaces beta-glicosídico. Todas las unidades de glucosa (*hexágonos*) aparecen en forma de anillo piranósico de seis átomos, y todas están unidas por enlaces glicosídicos entre el carbono 1 de la primera glucosa y el 3, 4 o 6 de la siguiente. Cuando un beta-glucano adopta una disposición lineal, con uniones entre el carbono 1 de una unidad y el 4 de la siguiente, se forma la celulosa (*arriba*). Un polisacárido del todo distinto aparece cuando el carbono 1 de la primera glucosa se une al carbono 3 o 6 de la siguiente unidad (*abajo*). La presencia de ramificaciones y de diferentes enlaces glicosídicos en ese beta-glucano le confieren una estructura mucho más compleja que la de la celulosa. Tal complejidad es típica de los precursores de las oligosacarinas.

ción de antibióticos. En nuestros experimentos originales con hongos, una enzima de la planta huésped (así lo supimos después) liberaba la oligosacarina, un heptaglucósido, de las paredes celulares del hongo. En otros casos, la enzima que libera la oligosacarina oligogalacturónida de la pared celular de la planta huésped procede del agente patógeno, sea fúngico o bacteriano. Y cuando en una célula vegetal se produce algún daño, la propia célula segrega una enzima que libera la oligosacarina a partir de las paredes celulares de la planta.

Davis y Brian Hodgson, investigador visitante en nuestro laboratorio, han demostrado que dos de esos mecanismos pueden actuar simultáneamente. La presencia coincidente del heptaglucósido (liberado de la pared celular del hongo por una enzima de la planta) y del oligogalacturónido (liberado de la pared celular de la planta por una enzima procedente del agente patógeno o del vegetal) produce un efecto sinérgico: si actúan conjuntamente, se requiere una cantidad de cada substancia mucho menor para la activación de la síntesis del antibiótico que la necesaria cuando alguna de las oligosacarinas actúa en solitario.



5. PRIMERA OLIGOSACARINA identificada por los autores y sus colaboradores. Se trata de un heptaglucósido, una cadena de siete unidades de glucosa, aislado a partir de las paredes celulares de un hongo que ataca la soja. Difiere de otros heptaglucósidos inactivos, también procedentes de paredes celulares, sólo en las posiciones en que se inician las ramificaciones sobre la cadena principal (una cadena de cinco unidades de glucosa unidas por enlaces beta-glicosídicos). El heptaglucósido activo –la oligosacarina– se libera de la pared celular del hongo por acción de una enzima de la planta huésped. Cantidades minúsculas de esa oligosacarina provocan en las células de soja la activación de los genes responsables de las síntesis de antibióticos que inhiben el crecimiento del hongo. Los heptaglucósidos inactivos, sea cual fuere su concentración, no instan la expresión de los genes responsables de la síntesis de antibióticos, ni compiten con la oligosacarina.

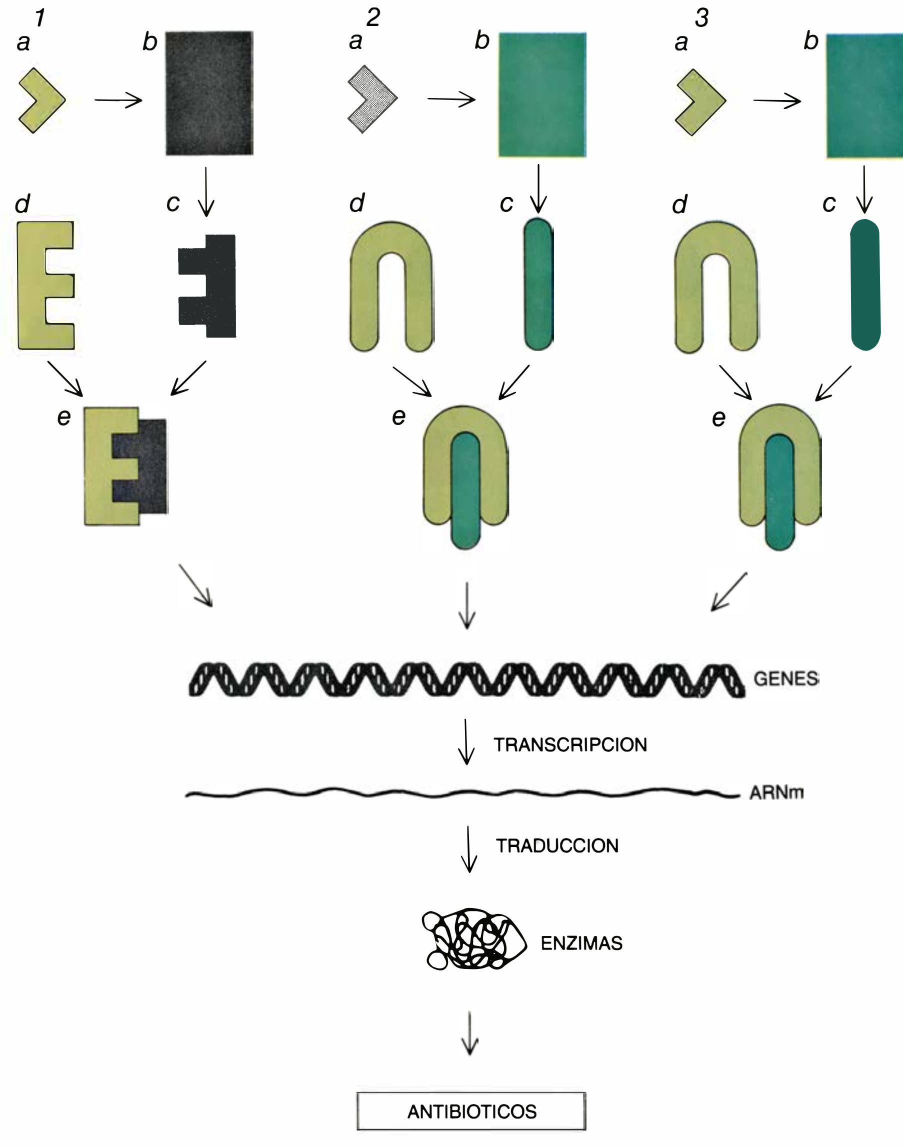
Tras establecer que un heptaglucósido de un hongo y un oligogalacturónido procedente de una planta regulan la expresión génica en células vegetales para instar la producción de antibióticos, emprendimos la búsqueda de otros fragmentos que pudiesen defender a la planta contra el ataque de insectos. Clarence A. Ryan, Jr., de la Universidad estatal de Washington, y sus colaboradores, han descubierto cómo se defienden los vegetales contra ciertas enzimas de insectos (proteinasas) que digieren las proteínas de la planta. Las células vegetales sintetizan inhibidores de las proteinasas cuando se activan por medio de un mensaje químico que Ryan llamó factor inductor del inhibidor de la proteinasa (PIIF). En colaboración con el grupo de Ryan establecimos que el PIIF era una oligosacarina procedente de un polisacárido de las paredes celulares de la planta. Ryan y sus colaboradores descubrieron después que, un oligogalacturónido que estimula la síntesis del inhibidor de la proteinasa, guardaba semejanza con otro que, cierto tiempo antes, se había demostrado que estimulaba la síntesis de antibióticos. Parece que los oligogalacturónidos pueden actuar de modos distintos, desencadenando la respuesta defensiva apropiada según las células de la planta sobre las que actúen.

Una respuesta defensiva particularmente importante y que se observa con frecuencia consiste en el autosacrificio de las primeras células de la planta que entran en contacto con un microbio invasor. Esta "respuesta hipersensible de resistencia" supone, para los microbios invasores, un obstáculo suficientemente prolongado para que actúen otros mecanismos defensivos (tales como la acumulación de antibióticos).

Comenzamos entonces a especular sobre si el microorganismo invasor pudiera provocar la liberación de una oligosacarina por parte de las paredes celulares próximas al foco infectivo, y que las células de la planta la reconocieran como señal para inducir su muerte por hipersensibilidad. Constituyó un apoyo a nuestra hipótesis el aislamiento de una oligosacarina, procedente de paredes celulares del sicómoro, capaz de matar las propias células del árbol; el aislamiento de esa substancia se logró en nuestro laboratorio con la colaboración de Noboru Yamazaki, investigador visitante. Steven H. Doares, estudiante de licenciatura, descubrió que las oligosacarinas del sicómoro no sólo mataban células de su especie, sino también las del maíz. Esos y otros resultados indicaban que el suicidio celular probablemente se desencadenara tras el reconocimiento, por parte de la célula, de oligosacarinas procedentes de paredes celulares vecinas liberadas en respuesta a la presencia de un microbio invasor. La oligosacarina que induce la muerte celular no es un oligogalacturónido, sino otro fragmento con una función mucho más específica.

Tras la identificación de oligosacarinas capaces de activar la respuesta defensiva en las plantas, comenzamos a pensar en la posibilidad de que moléculas semejantes colaboraran en la regulación de otras funciones vegetales, como el crecimiento, el desarrollo y la reproducción. ¿Por qué no imaginar que (al menos en algunos casos) los reguladores clásicos del crecimiento, como la auxina y la giberelina, actuaran de modo indirecto, activando enzimas específicas que liberasen oligosacarinas, siendo estas últimas las que, de manera directa, regulasen muchos de los procesos fisiológicos normales de las plantas?

Viene sometiéndose a estudio desde hace años la capacidad de la auxina (y auxinas sintéticas, como la 2,4-D) para



6. SINTESIS DE ANTIBIOTICOS por parte de las plantas, desencadenada por las oligosacarinas. En algunas infecciones causadas por hongos (*1*) una enzima de la planta infectada (*a*) libera de la pared celular del hongo (*b*) un heptaglucósido (*c*). El heptaglucósido del hongo es una oligosacarina. En otros casos (*2*) el agente patógeno, hongo o bacteria, aporta una enzima que rompe las paredes celulares de la planta y libera un oligogalacturónido, una oligosacarina (*c*). Por último, en algunos casos, ante la lesión infligida a una planta por diversas vías (*3*) ésta aporta una enzima que libera el oligogalacturónido de sus paredes celulares. En cada uno de esos tres casos se supone que la oligosacarina se combina con un receptor de la planta (*d*) para generar una señal molecular activa. La señal provoca la transcripción de ciertos genes y la síntesis de ARN mensajero que, a su vez, se traduce a las enzimas que catalizan la síntesis de antibióticos.

estimular el crecimiento de fragmentos del tallo de plántula de guisante. William S. York y el autor estudiaron la capacidad de las oligosacarinas procedentes de paredes celulares del sicómoro para modular el ritmo de crecimiento de los segmentos del tallo del guisante. Advertimos que las mezclas de oligosacáridos extraídos de los polisacáridos de las paredes celulares del sicómoro inhibían el crecimiento estimulado por la auxina en los segmentos de tallo de guisante mantenidos en placa de cultivo. Tres años costó aislar con un adecuado grado de pureza la fracción activa de oligosacarina procedente del xiloglucano, un polisacárido presente en las paredes primarias de las células vegetales. Esa fracción inhibe notablemente el crecimiento de los tallos de guisante estimulado por la auxina. A nuestro entender, la oligosacarina activa es un nonasacárido (un fragmento de nueve azúcares) o bien otro fragmento estrechamente emparentado con el nonasacárido. La concentración de oligosacarina que se requiere para inhibir el crecimiento inducido por la auxina resulta ser unas 100 veces menor que la concentración de auxina necesaria para estimular el crecimiento.

Los datos cuadraban perfectamente con los hallazgos dados a conocer hace unos diez años por Gordon A. Maclachlan, de la Universidad de McGill, y sus colaboradores. Demostraron esos investigadores que, al tratar los tallos de guisante con auxina, no sólo se estimulaba el crecimiento sino que, además, aumentaba unas 50 veces la actividad de cierta enzima de la pared de las células del tallo de guisante. Posteriormente comprobaron que esa enzima convertía el xiloglucano en oligosacáridos, fragmentos que correspondían predominantemente a nona- y heptasacáridos. Hemos constatado ahora que el fragmento que corresponde al nonasacárido (o a otro oligosacárido muy parecido) y que libera la enzima responsable de la rotura del polisacárido, inhibe el crecimiento inducido por la auxina. En otras palabras, la auxina (que en general estimula el crecimiento de los tallos de guisante) también activa la enzima que libera una oligosacarina de la pared celular y que actúa inhibiendo el crecimiento inducido por ella. La existencia de tales moduladores de la actividad hormonal, que actúan por un mecanismo de retroalimentación, es algo muy conocido en los sistemas animales, pero hasta ahora no se sabía que operasen en los vegetales.

Suponemos que la auxina aumenta la actividad de la enzima responsable de la rotura del polisacárido instando el aumento de su producción, es decir, activando los genes que la codifican. Entendemos que, cuando la auxina incrementa así la cantidad de oligosacarina que inhibe el crecimiento inducido por la auxina, probablemente se transporte la oligosacarina en sentido descendente a lo largo del tallo para inhibir el crecimiento de yemas laterales. Es cosa bien sabida que si se corta la yema apical de la parte más alta, la planta se torna más frondosa. La explicación habitual de ese fenómeno es que, al eliminar la yema, se corta también la fuente de auxina, que se supone directamente responsable de la dominancia apical, esto es, de la inhibición del crecimiento lateral. Nuestra hipótesis, en cambio, es que, al desaparecer la fuente de auxina, lo que realmente desciende es la cantidad de la enzima que libera la oligosacarina inhibidora procedente del xiloglucano. Si estamos en lo cierto, es la oligosacarina (que inhibe, según hemos demostrado, el crecimiento de los segmentos del tallo) la que frena directamente el crecimiento

de las yemas laterales. En la actualidad desarrollamos una serie de experimentos para dilucidar si la acción de la oligosacarina determina que una planta crezca alta y delgada apoyándose en la inhibición del crecimiento de las yemas laterales.

¿Acaso desempeñan las oligosacarinas algún papel (además del que les corresponde en las respuestas de defensa y en el control del crecimiento y de la forma) en la regulación del desarrollo de los órganos (morfogénesis) o en la reproducción, por ejemplo? Para determinar su posible papel en la morfogénesis y la reproducción necesitábamos comprobar antes su capacidad para inducir la formación de determinados órganos en tejidos vegetales mantenidos en crecimiento en un medio de cultivo. Kiem Tran Thanh Van y sus colaboradores, en el laboratorio del Phytotron de Gif-sur-Yvette, Francia, han desarrollado un elegante sistema de cultivo de tejidos para comprobar el efecto de diversos factores sobre tiras delgadas de tallos florales de la planta del tabaco. Dispusieron, flotando, "explantes" delgados de la planta del tabaco sobre medios de cultivo líquidos con un contenido adecuado de sales y glucosa (como fuente de energía). Añadieron cantidades precisas y predeterminadas de auxina y de citoquinina y ajustaron la acidez del medio de cultivo. En una serie de experimentos encontraron que la relación auxina/citoquinina, y la acidez del medio de cultivo, determinaban si los explantes crecían hasta formar un callo indiferenciado o bien se diferenciaban para dar lugar a yemas, flores o raíces.

Nuestra hipótesis al respecto es que, en realidad, el efecto de la auxina, de la citoquinina y del nivel de la acidez sería el de inducir la liberación y la modificación de una serie de mensajes químicos, cada uno de los cuales regularía las reacciones bioquímicas responsables de un programa particular de desarrollo. Tran Thanh Van, Patrick Toubart y Alain Cousson, en Gif-sur-Yvette, colaboraron con David J. Gollin, Paulanne Chelf y nuestro grupo en la comprobación experimental de esta posibilidad.

Añadimos mezclas de oligosacáridos aislados de células de sicómoro al medio de cultivo de los explantes del tabaco para determinar si las mezclas contenían oligosacarinas capaces de influir sobre el desarrollo de órganos. Se hizo el ensayo con diversas mezclas de oligosacáridos, entre ellas una que, según habíamos advertido anteriormente, inhibía la floración y promovía el crecimiento vegetativo (no reproductor) en la lemna, la lenteja de agua. Esa misma mezcla, que inhibía la floración y estimulaba de manera prolífica la formación de yemas en la lenteja de agua, inhibió también el desarrollo de flores y estimuló la proliferación de yemas en los explantes del tabaco. Las oligosacarinas se mostraron eficaces en cantidades sorprendentemente bajas, entre 100 y 1000 veces menores que las de auxina y citoquinina presentes en el medio. Con otra mezcla diferente, los explantes, que formaban yemas vegetativas en ausencia de oligosacáridos, dieron flores. Y aún otra mezcla de oligosacáridos logró que los explantes que ordinariamente formaban yemas vegetativas o callos produjeran raíces.

La capacidad de las oligosacarinas para regular el desarrollo de órganos en los explantes constituye una prueba manifiesta en favor de la posibilidad de que esos fragmentos actúen como reguladores de la morfogénesis y de la reproducción en las plantas. Los resultados de los experimentos que hemos descrito, junto con nuestros hallazgos personales acerca de la complejidad de los polisacáridos de las paredes celulares, constituyen un apoyo a nuestra teoría de que las paredes celulares de la planta son un depósito de gran número de oligosacarinas específicas. Las oligosacarinas quizá representen un escalón más de un sistema hormonal jerarquizado. No sólo parecen regular la activación de los mecanismos de defensa, sino también aspectos del crecimiento, morfogénesis y reproducción. Algún día tal vez pueda rociarse los vegetales con oligosacarinas específicas (o sus análogos), manipular los genes que controlan la liberación y el metabolismo de las oligosacarinas, y transmitirles así un mensaje para que empiecen a florecer, formar semillas y frutos o tubérculos, adquirir resistencia a una enfermedad o a un insecto, dejar caer el fruto, crecer más deprisa o hacerse más frondosos. Las oligosacarinas están llamadas a desempeñar con toda seguridad un destacado papel en la agricultura.







7. EFECTO DE LAS OLIGOSACARINAS sobre la morfogénesis, según experimentos de Kiem Tran Thanh Van y colaboradores con "explantes" de tabaco. Se cortó en pequeños trozos el tallo floral de una planta de tabaco y se separaron tiras que contenían la epidermis (una capa celular), la subepidermis (otra capa celular) y el parénquima (de una a tres capas de células). Las tiras venían a medir unos 10 milímetros de longitud y dos de anchura (*arriba, a la izquierda*). Se colocó alrededor de 20 explantes sobre un medio líquido en una placa de Petri con glucosa. Se añadieron a continuación las hormonas auxina y citoquinina, junto con mezclas de oligosacarinas proporcionadas por los autores. La relación de auxina a citoquinina, la acidez del medio de cultivo y la naturaleza de la mezcla de oligosacarinas determinó el tipo de respuesta. Como muestran estas fotografías (que corresponden a explantes cultivados sobre agar sólido), a partir de un mismo explante puede obtenerse, según sea la oligosacarina añadida, un callo indiferenciado (*arriba, a la derecha*), raíces (*abajo, a la izquierda*), brotes vegetativos y hojas (*abajo, centro*) o brotes florales (*abajo, a la derecha*).

Ciencia y sociedad

¿Cataclismos cíclicos?

La idea de que fuerzas ajenas a la Tierra hayan influido catastróficamente y con regularidad en la historia de la vida ha ido tomando cuerpo desde hace poco más de un año. Según el modelo que más ha llamado la atención, una compañera del Sol, distante y oscura, habría arrojado lluvias periódicas de cometas al interior del sistema solar, alguno de los cuales dio en la Tierra, provocando la extinción en masa de algunas especies. Esta explicación se la conoce por hipótesis de Némesis, nombre de la estrella responsable. Una revisión de las pruebas fósiles sugiere ahora que las extinciones regulares cuya causa se atribuía a Némesis quizá no se produjeron nunca.

La teoría de Némesis, y otras similares, se desarrollaron a partir de un trabajo anterior y de pretensiones más modestas. En 1979, Luis W. Alvarez, Walter Alvarez, Frank Asaro y Helen V. Michel, de la Universidad de California en Berkeley, expusieron que un estrato arcilloso formado a finales del período Cretácico (hace unos 65 millones de años) en Italia, Dinamarca y Nueva Zelanda, contenía una concentración demasiado alta de iridio. El iridio, que escasea en la corteza terrestre, abunda en los meteoritos. El final del Cretácico estuvo marcado por extinciones en gran escala, incluida la de los dinosaurios. En opinión de esos investigadores, una sola causa era responsable de las extinciones y del estrato rico en iridio: el impacto de un objeto extraterrestre, probablemente un asteroide de unos 10 kilómetros de diámetro. La hipótesis del impacto la han corroborado otros hallazgos de cantidades anómalas de iridio en diversas partes del mundo, así como el hecho de que las arcillas ricas en ese elemento encierren también minerales aparentemente afectados por el calor y por fenómenos de choque.

El impulso que propició la ampliación de ese suceso aislado, propuesto por el grupo de Berkeley, a un ciclo de eventos catastróficos llegó a finales de 1983: un análisis de datos estratigráficos de animales marinos fosilizados, llevado a cabo por David M. Raup y J. John Sepkoski, Jr., de la Universidad de Chicago. Determinaron la tasa de extinción de cada uno de los niveles estratigráficos en los que se dividen los registros fósiles de los últimos 250 millones de años. (Por tasa de extinción se entiende el cociente entre el número de familias extinguidas, en un nivel determinado, y el número de familias existentes en ese nivel.) La tasa mostraba picos regulares a intervalos de unos 26 millones de años. Otros métodos estadísticos indicaban otro período, menos conspicuo, de unos 30 millones de años. Raup y Sepkoski sugirieron que dicha periodicidad respondía a un suceso recurrente, probablemente de origen astronómico, en el entorno físico.



El cráter Manicouagan, en Quebec, de 70 kilómetros de diámetro: ¿posible rastro de una lluvia cometaria?

Astrónomos y astrofísicos no tardaron en idear posibles mecanismos. Según algunos modelos, la oscilación regular del sistema solar, que cruza arriba y abajo el plano de la galaxia, provoca periódicas extinciones en masa. Michael R. Rampino y Richard B. Stothers, del Instituto de Estudios Espaciales Goddard de la Administración Nacional de la Aeronáutica y del Espacio (NASA), propusieron, por ejemplo, que durante estos cruces a través del plano galáctico, que ocurren a intervalos de unos 33 millones de años, la familia de cometas del sistema solar se ve afectada por interacciones con nubes de gas y polvo, que determinan que uno o varios cometas se sitúen en una órbita de colisión con la Tierra.

Daniel P. Whitmire, de la Universidad de Southwestern Louisiana, y Albert A. Jackson IV, de la Computer Sciences Corporation, al mismo tiempo que Marc Davis, de Berkeley, Piet Hut, del Institute for Advanced Study de Princeton, y Richard A. Muller, de Berkeley, propusieron modelos en los que la periodicidad de las extinciones reflejaba el período orbital de una estrella compañera del Sol. La compañera se hallaría a varios años-luz de distancia, pero su órbita sería excéntrica. Cada 26 millones de años, en su máxima aproximación al Sol, la estrella pasaría por la densa región interior de la nube de Oort, una región de cometas que envuelve el sistema solar. El influjo gravitatorio de Némesis precipitaría entonces una oleada de cometas. (A esta estrella la bautizó un redactor de *Nature,* de entre una lista de posibles que Muller y sus colegas estaban considerando.)

El hallazgo de una regularidad en las edades de los grandes cráteres de impacto, que coincide con el ciclo de extinciones, ha venido a apoyar la idea de las colisiones periódicas; otros sucesos geológicos, relativos a la actividad tectónica y a las inversiones en el campo magnético terrestre, parecen también haberse desarrollado en una escala de tiempo similar. Los mecanismos postulados han recibido la crítica, sin em-

bargo, de los astrónomos. Así, parece que las nubes de polvo y gas no están agrupadas cerca del plano galáctico con la densidad suficiente como para producir una perturbación en los cometas asociados al sistema solar cuando el Sol cruza dicho plano. En contra de la teoría de Némesis, algunos investigadores aducen que una estrella compañera, a esa enorme distancia del Sol, tendría pocas posibilidades de permanecer ligada al mismo durante el tiempo suficiente para desatar las extinciones regulares.

La crítica se ha centrado ahora en los descubrimientos que condujeron a las teorías, no en las teorías propiamente dichas: la periodicidad de los registros fósiles. En un reciente artículo aparecido en *Nature*, Antoni Hoffman, de la Universidad de Columbia, arguye que los interrogantes de la datación de los fósiles y la decantación sesgada del método seguido por Raup y Sepkoski ponen en duda los resultados.

En opinión de Hoffman, la explicación de Raup y Sepkoski recorta el número de familias de sus datos originales de 3500 a 567 por la expedita vía de eliminar familias cuyo origen y extinción no pueden encuadrarse en niveles definidos y familias con especies sobrevivientes hoy en día. La elección de los datos redujo la dispersión estadística y la incertidumbre que resulta del hecho de que muchos fósiles recientes son clasificados como miembros de grupos existentes, aunque puedan representar grupos morfológicamente similares exinguidos. Pero eso significaba también que se magnificarían las pequeñas fluctuaciones en la tasa de extinción en los niveles más recientes, por ser más reducido el número de familias estudiadas. Cuando Hoffman incluyó en sus datos los relativos a familias excluidas, desaparecían muchos de los picos de extinción más pronunciados.

El primitivo hallazgo de la periodicidad también se reveló altamente sensible a la escala de tiempo geológica usada para fechar los niveles. Escalas de tiempo igualmente plausibles para períodos de tiempo como los últimos 250 millones de años difieren en 10 millones de años o más en las fechas de los límites estratigráficos. Con una escala de tiempo distinta de la usada por Raup y Sepkoski, la periodicidad de 26 millones de años no es tan patente.

En otra línea de argumentación, presentada en un artículo en la revista *Geological Magazine,* Hoffman y Joe Ghiold, de la Universidad estatal de Louisiana, sugieren que Raup y Sepkoski utilizan un criterio para identificar la extinción en masa que favorece sesgadamente la periodicidad. El criterio no es cuantitativo. No se trata de un suceso de extinción en masa, sino de un pico cualquiera en la tasa de extinción: cualquier nivel en que la tasa sea superior a la del nivel anterior y posterior. Para analizar los efectos de esta definición, Hoffman y Ghiold la aplicaron a un modelo hipotético en el cual la tasa de extinción para cada familia variaba al azar de un nivel a otro. Para cada nivel, la probabilidad de que la tasa de extinción sea mayor que en el precedente se cifra en un medio, y lo mismo cabe decir respecto al nivel siguiente; la probabilidad, pues, de que el nivel presente un pico en la tasa de extinción será de un cuarto.

Aunque la tasa de extinción varíe al azar, una media de un nivel de cada cuatro contaría como una extinción en masa. En la escala de tiempo que tomaron Raup y Sepkoski, la duración media de los niveles geológicos considerados era de 6,2 millones de años. Por eso, razona Hoffman, la definición de extinción en masa de Raup y Sepkoski, unida a la escala de tiempo empleada, produce una periodicidad de 26 millones de años inevitablemente. Puede ser que hubiera una periodicidad en la tasa de extinción, pero la regularidad podría deberse también a un fallo de la teoría. Si es así, el caso de Némesis y de otras teorías de la compañera quedarían en entredicho.

Raup y Sepkoski mantienen sus posturas. En su trabajo original, barajaron los datos, tomándolos al azar, para comprobar los resultados y tratar de encontrar una periodicidad. El ciclo de 26 millones de años no se presentaba de una manera evidente, lo que sugiere que es inherente a los datos reales y no se trata de un artefacto del método de los investigadores. Posteriormente, realizaron un análisis completo con los datos de las 3500 familias: volvía la periodicidad de 26 millones de años. Sepkoski también encontró regularidad en las extinciones analizadas en el taxón de género, una división más fina que la de familia.

El argumento de Hoffman no descarta la posibilidad de que agentes extraterrestres hayan condicionado la historia de la vida, en el supuesto incluso de que haga innecesario suponer que las intrusiones procedentes del exterior sean regulares. Aplicando diversos criterios estadísticos a los datos de Raup y Sepkoski, Hoffman encontró que la fase final del Cretácico revelaba una extinción en masa. El acontecimiento único que supuso el desgajamiento de la biosfera, que ocurrió por entonces, y los estratos ricos en iridio que datan del mismo período continúan siendo un poderoso argumento en favor de un impacto aislado que acabó con el reinado de los dinosaurios.

Tiempo universal

Los púlsares son estrellas de neutrones en rápida rotación que emiten un estrecho haz de radiación electromagnética. A medida que este haz barre el espacio, piénsese en la luz de un faro, enfoca la Tierra a intervalos intermitentes en una serie de pulsos. En el caso de algunos púlsares, el intervalo entre pulsos aparece con la regularidad de un reloj astronómico. Hay uno de llamativa precisión. Se trata de PSR 1937 +21, el más rápido de los púlsares, pues completa una rotación cada 1,56 milisegundos, o sea, 642 veces por segundo. Según los astrónomos que han venido observándolo, desde su descubrimiento a finales de 1982, marca el tiempo con la exactitud y fiabilidad de los mejores relojes atómicos.

Las observaciones están recogidas en un artículo publicado en *Nature* por Michael M. Davis, del Observatorio de Arecibo, Joseph H. Taylor y Joel M. Weisberg, de la Universidad de Princeton, y Donald C. Backer, de la Universidad de California en Berkeley. Los pulsos de microondas provenientes de PSR 1937 +21 se detectan con el telescopio de 3,05 metros de Arecibo; con un reloj de rubidio se miden los tiempos de llegada. Luego, estos tiempos se contrastan con un reloj patrón sito en el Observatorio Naval de los Estados Unidos, en Washington, constituido por una serie de relojes de cesio, de cuyas mediciones se saca la media para dar el mejor tiempo oficial posible.

La regularidad del púlsar no es evidente a primera vista. Al igual que los demás, PSR 1937+ 21 se va frenando conforme radia energía, pero el ritmo de deceleración es sorprendentemente constante, y, por tanto, se computa sin dificultad. De todas maneras, la señal decelera de manera irregular al pasar por el medio interestelar e interplanetario, así como por el campo gravitatorio solar. Los cambios acaecidos en la velocidad de la Tierra en el recorrido de su órbita afectan también a los tiempos de llegada de los pulsos.

Todos estos efectos que concurren en la observación desde la Tierra se calculan y corrigen en un modelo matemático que expresa estos tiempos de llegada en "tiempo dinámico baricéntrico": el tiempo en el centro de masas del sistema solar. En ese marco de referencia, la señal del púlsar sí que ad-

quiere una absoluta regularidad. Durante un año, la señal se separa sólo alrededor de un microsegundo de la sincronía con el tiempo oficial del Observatorio Naval, comportamiento comparable al de un reloj de cesio.

Gracias a su precisión, este reloj pulsárico puede constituir un punto de referencia útil para las teorías cosmológicas. Algunas de las cuales sostienen que ciertos procesos caóticos desarrollados en una fracción de segundo después de la gran explosión engendraron un fondo cósmico de radiación gravitatoria. (Según la teoría general de la relatividad, una masa acelerada emite energía en forma de ondas gravitatorias, pero estas ondas, en el caso de que existan, son tan débiles que no han podido detectarse directamente.) Sería de esperar que la contracción y dilatación del espacio-tiempo causada por el paso de una onda gravitatoria produjera variaciones en los tiempos de llegada de los pulsos; cuanto mayor fuera la intensidad de la onda gravitatoria, mayor sería su efecto en la señal del púlsar.

La constancia de la señal de PSR 1937 +21, que se mantiene dentro de una precisión de un microsegundo por año, define un límite superior a la amplitud del campo gravitatorio de fondo. Límite que no contradice las predicciones teóricas, puesto que es mayor que cualquiera que las supuestas. Los adelantos técnicos y las observaciones continuadas de la próxima década permitirán a Backer y sus colegas bajar aún más el límite, en dos o tres órdenes de magnitud, lo que supondrá una prueba a superar por las teorías.

Las previsiones más optimistas cuentan con que el púlsar permanezca estable. El período de muchos otros púlsares está sujeto a una suerte de escarceo: un súbito aumento en el ritmo de llegada de los pulsos, al que sigue un período largo durante el cual la estrella se comporta de nuevo con toda normalidad.

Por otro lado, un límite superior de la radiación gravitatoria de fondo no confirma en absoluto la existencia de ésta. La confirmación no puede conseguirse observando sólo un púlsar, porque cualquier perturbación en la señal podría atribuirse a un tipo desconocido de alteración en la estrella misma. Para demostrar la presencia de un campo gravitatorio de fondo, los astrónomos necesitarán encontrar más púlsares con precisión de milisegundos y mostrar que las alteraciones de sus señales están correlacionadas. Para que sirvan de ayuda, los nuevos púlsares tendrían que ser tan precisos y fiables como el PSR 1937 +21.

Organización compartimentada del aparato de Golgi

Ese orgánulo celular modifica las proteínas, las clasifica y las empaqueta para su destino. Trabajos recientes demuestran que el aparato de Golgi se divide en tres compartimentos, cada uno especializado en un tipo diferente de modificación

James E. Rothman

Si bien la célula constituye la unidad estructural fundamental de todo organismo, no se trata, en absoluto, de un elemento indivisible. Antes bien, consta de hasta una docena de compartimentos, u orgánulos, especializados en el desempeño de diversas funciones. Por ejemplo, el núcleo porta la información genética; los gránulos de secreción almacenan sustancias que habrá de verter la célula al medio; la membrana externa, o membrana plasmática, determina qué entra y sale de la célula. Cada compartimento lleva a término su función mediante un grupo de reacciones químicas relacionadas, cada una de las cuales está catalizada por una proteína, que actúa de enzima. La organización en compartimentos resulta de la mayor importancia para el buen funcionamiento de la célula; sin ella, se mezclarían al azar millares de enzimas, produciéndose un caótico combinado de actividad bioquímica.

Para evitar la mezcla al azar de las actividades bioquímicas, inmediatamente después de su síntesis deben modificarse, clasificarse y enviarse con gran precisión al compartimento correcto miles de proteínas. Durante las dos últimas décadas ha logrado establecerse que el director de la mayor parte de ese tráfico de macromoléculas es el aparato de Golgi. Presente en todas las células eucariotas (las que poseen núcleo diferenciado), el aparato de Golgi está formado por diminutos sacos envueltos por una membrana, aplanados y apilados a modo de platos. Por un extremo del conjunto entran las proteínas recién fabricadas, en su mayoría unidas a largas cadenas de moléculas de azúcar, constituyendo las denominadas glucoproteínas. A medida que atraviesan el apilamiento, van modificándose químicamente, de acuerdo con el destino final que les corresponde. Al salir por el otro extremo, se agrupan según sus destinos y se envían a ellos.

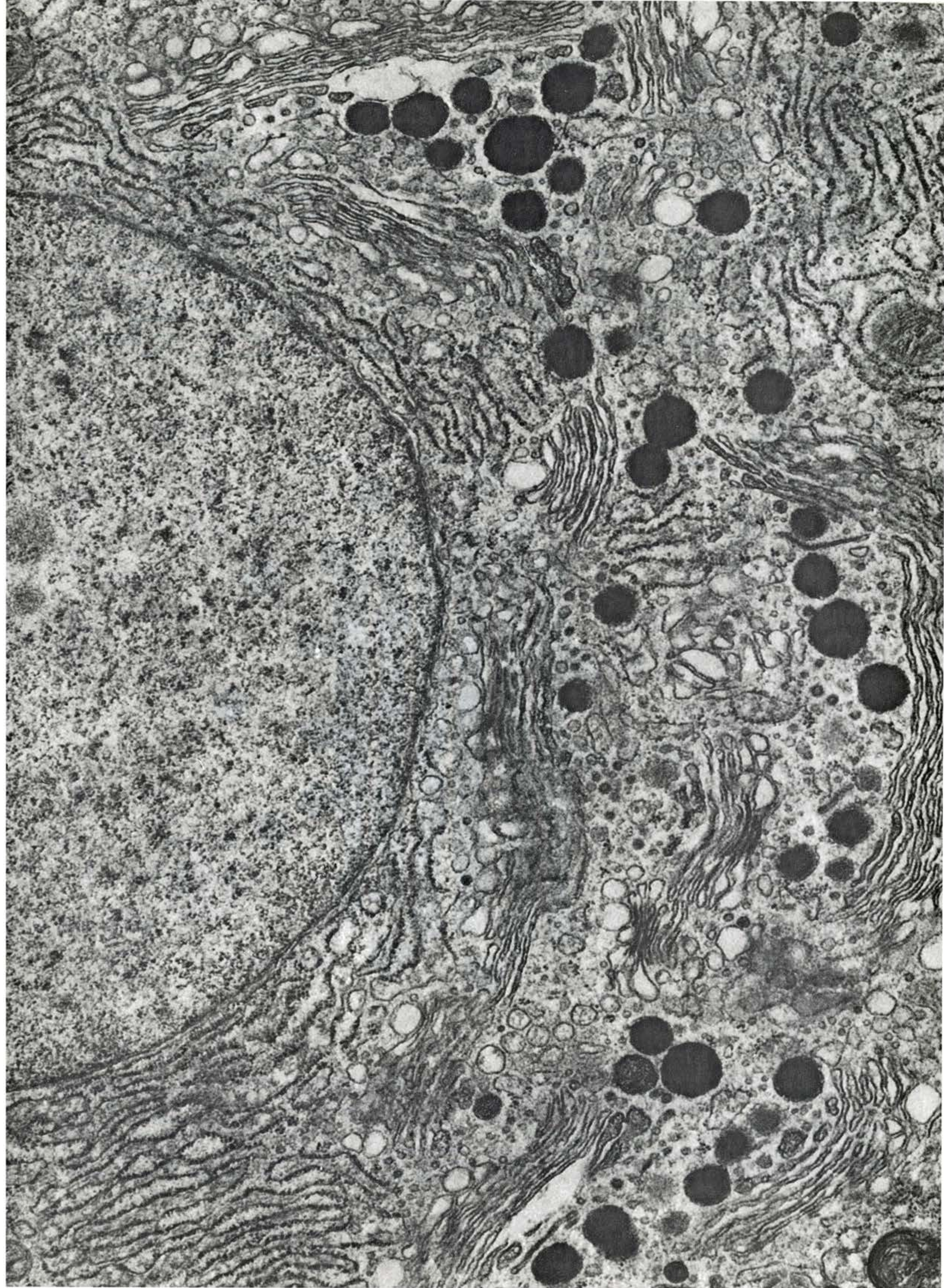
Hasta hace poco, era escaso lo que se sabía acerca de la organización que adopta el aparato de Golgi para llevar a cabo la compleja operación de maduración y clasificación de las proteínas. Desde 1980, los trabajos realizados en mi laboratorio y en otros han demostrado que los apilamientos (llamados dictiosomas) presentan estructura interna: están divididos, al menos, en tres compartimentos, cada uno de los cuales consta de uno o más sáculos. Cada compartimento contiene las enzimas necesarias para llevar a cabo determinados pasos de la secuencia de la modificación proteica; en ese sentido, cabría compararlos a puntos de transformación de una cadena de montaje. Para madurar adecuadamente, las proteínas deben atravesar toda la secuencia. Aclaradas ya en gran medida las relaciones entre estructura y función en el dictiosoma, el interés se centra hoy en descubrir cómo se desplazan las proteínas a través del dictiosoma, cómo se clasifican de acuerdo con su destino y cómo se empaquetan para su envío.

Cada sáculo del dictiosoma, rodeado de una membrana, se denomina cisterna. Varía considerablemente de una célula a otra la media de cisternas por dictiosoma; en una célula de mamífero típica podría haber, por dar una cifra, cinco o seis cisternas en cada dictiosoma; en las células de las plantas y organismos inferiores hay a menudo 20 o más. Las cisternas suelen medir alrededor del micrometro (milésima de milímetro) de diámetro. Como las otras membranas de la célula, la que envuelve la cisterna consta de una "bicapa" lipídica, que comprende dos capas de moléculas de lípidos adosadas. Entre los lípidos, íntimamente empaquetados, se inserta una gran variedad de proteínas. Se desconocen los mecanismos que determinan que los minúsculos sacos membranosos adopten su forma aplanada y que permanezcan tan próximos unos a otros.

El dictiosoma

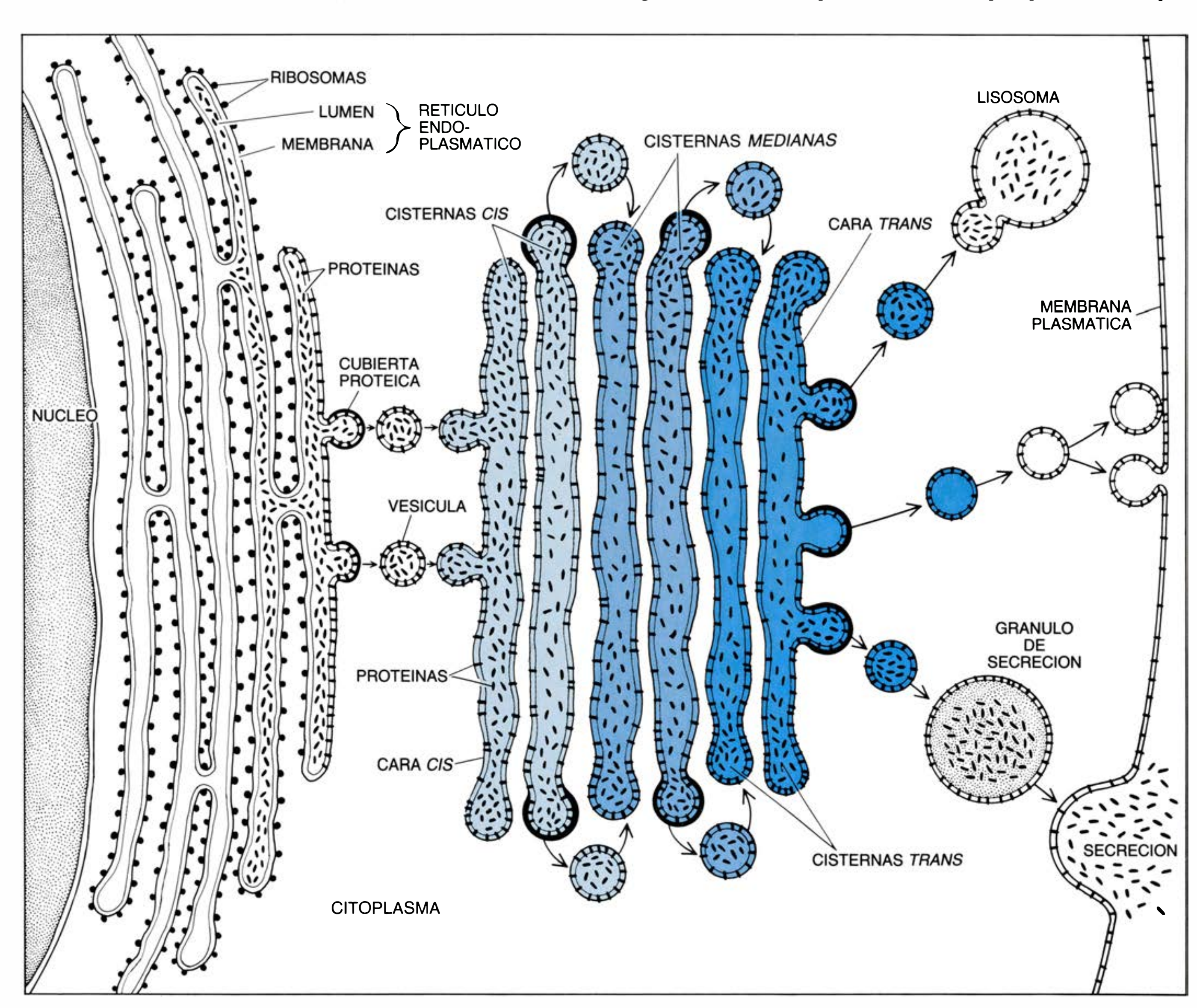
En cualquier circunstancia, salvo cuando la célula está en división, los sáculos mantienen su disposición apilada característica. El dictiosoma no es simétrico. En un extremo se encuentran cisternas especializadas en recibir glucoproteínas recién fabricadas. Esa región del dictiosoma se denomina extremo *cis* y, la superficie del extremo, cara *cis*. Las glucoproteínas que llegan a la cara *cis* se han sintetizado en los

1. DICTIOSOMAS profusamente distribuidos en una célula de la glándula duodenal de Brunner, activa secretora de proteínas. La extensa región de forma circular situada a la izquierda es el núcleo de la célula. Las formas irregulares con un punteado oscuro que rodean el núcleo y que aparecen en otras partes de la célula son secciones del orgánulo denominado retículo endoplasmático; los puntos negros que lo tachonan son ribosomas. Las proteínas destinadas a secreción, entre otros tipos, se elaboran en los ribosomas del retículo endoplasmático, transportándose luego a los dictiosomas: los grupos de líneas paralelas onduladas esparcidas por toda la célula. Cada línea ondulada corresponde a la sección transversal de un saco aplanado y membranoso denominado cisterna. En el dictiosoma, las proteínas se modifican químicamente y se clasifican; cerca de algunas de las cisternas se advierten las pequeñas vesículas de transporte que llevan productos de secreción de una cisterna a otra. Esas proteínas de secreción se empaquetan luego en gránulos de secreción, las formas circulares negras, que vierten las proteínas al exterior de la célula. La micrografía electrónica es obra de Daniel S. Friend, del Hospital Clínico de la Universidad de California en San Franscisco.



ribosomas unidos a la superficie externa del retículo endoplasmático, estructura constituida por una membrana extensa y continua que adopta una compleja forma. A medida que van sintetizándose, las proteínas se inyectan al lumen del retículo endoplásmatico (espacio interior) o se insertan en su membrana, según el tipo de proteína de que se trate. Las proteínas recién elaboradas se encapsulan entonces en una vesícula formada por una porción de la membrana del retículo endoplasmático. Cuando la vesícula de transporte alcanza la cara *cis* del dictiosoma, se fusiona con la membrana de la cisterna, con lo que se vierte el contenido de la vesícula en la cisterna del extremo *cis* del dictiosoma, que constituye el punto de partida del tránsito hacia el otro extremo del dictiosoma, el denominado *trans*.

La moderna interpretación de cuanto sucede durante el paso de las glucoproteínas desde la cara *cis* hasta la *trans* del dictiosoma se fundan en una serie de investigaciones que arrancan de finales del siglo XIX. Casi desde que lo descubriera en 1898 el histólogo italiano Camillo Golgi, se ha sospechado que el orgánulo que lleva su nombre desempeña algún papel en el paso de proteínas de secreción hacia el exterior de la célula. En la década de 1960, George E. Palade, del Instituto Rockefeller de Investigaciones Médicas, y sus colegas establecieron que las proteínas de secreción atravesaban el aparato de Golgi. Valiéndose de una combinación de marcaje radiactivo, tinción y microscopía electrónica, Palade hizo un seguimiento de las proteínas en células pancreáticas desde los ribosomas, a través del aparato de Golgi y hasta los gránulos de secreción, los vehículos que finalmente las liberan de la célula. Charles P. Leblond y sus colegas, de la Universidad McGill, descubrieron que suelen añadirse moléculas de azúcar a las proteínas de secreción cuando éstas pasan por el dictiosoma. El descubrimiento de Leblond resultó de la mayor importancia, pues demostraba por primera vez que



2. TRES COMPARTIMENTOS, dotado cada uno de un conjunto único de enzimas, se han identificado hasta ahora en el dictiosoma. Los ribosomas que ensamblan las proteínas que maduran en el dictiosoma están unidos a la membrana del retículo endoplasmático. A medida que se elaboran, las proteínas se insertan en la membrana del retículo o se introducen en su lumen (espacio interior). Se encapsulan entonces en vesículas formadas por una porción de la membrana reticular. Deben recubrirse las vesículas por una capa proteica, necesaria para que broten de la membrana; tras la gemación, la cubierta se desprende. Se desplaza la vesícula hacia el aparato de Golgi y se funde con las cisternas especializadas de un extremo del dictiosoma, las que constituyen el compartimento *cis*. Otras vesículas transportan luego las proteínas hacia las cisternas de los compartimentos *mediano* y *trans*. Al tiempo que van atravesando el dictiosoma, las proteínas se modifican según su destino final. En el compartimento *trans* se clasifican y empaquetan para su destino. Algunas proteínas van a los gránulos de secreción, otras a los lisosomas (grandes vesículas que contienen enzimas de degradación) y otras a la membrana plasmática que envuelve la célula.

las proteínas sufrían una operación de transformación esencial (una maduración) a medida que atravesaban el dictiosoma.

Los trabajos realizados desde aproximadamente 1970 hasta 1980 proporcionaron una comprensión más amplia, y a la vez más segura, de la función principal del aparato de Golgi. El año 1970 marca un hito en el conocimiento del proceso: se aisló el aparato de Golgi en forma muy pura en los laboratorios de Sidney Fleischer, de la Universidad de Vanderbilt, Saul Roseman, de la Univerisdad de Johns Hopkins, y de Palade. Este logro permitió analizar los componentes bioquímicos del dictiosoma y comprobar la presencia de diversas enzimas en sus membranas. El trabajo resultante reveló que el dictiosoma alberga un variado conjunto de enzimas, que llevan a cabo múltiples modificaciones químicas. Las enzimas no sólo añaden y retiran moléculas de azúcar, sino que también pueden empalmar grupos fosfato, sulfato e incluso ácidos grasos en las moléculas proteicas. Se desconoce aún el propósito exacto de las modificaciones, pero han proporcionado excelentes herramientas a los bioquímicos para sondear la organización del aparato de Golgi.

Se descubrió, además, que los tipos de moléculas de azúcar que se añaden a las proteínas que atraviesan el dictiosoma se encuentran en muchos compartimentos celulares, no sólo en los gránulos de secreción. Entre esos compartimentos se cuentan los lisosomas (grandes vesículas que contienen enzimas catalíticas destinadas a degradar macromoléculas innecesarias para la célula) y la membrana plasmática. Se advirtió igualmente que las proteínas de secreción no eran las únicas que atravesaban el aparato de Golgi: también discurren por ese camino, antes de su envío a los destinos respectivos, proteínas dirigidas a muchos de los compartimentos del citoplasma. Los hallazgos ponían de relieve que el aparato de Golgi, además de modificar las proteínas, las clasifica en grupos de acuerdo con sus diversos destinos.

EN EL RETICULO ENDOPLASMATICO

EN EL APARATO DE GOLGI

Glc Glc Glc

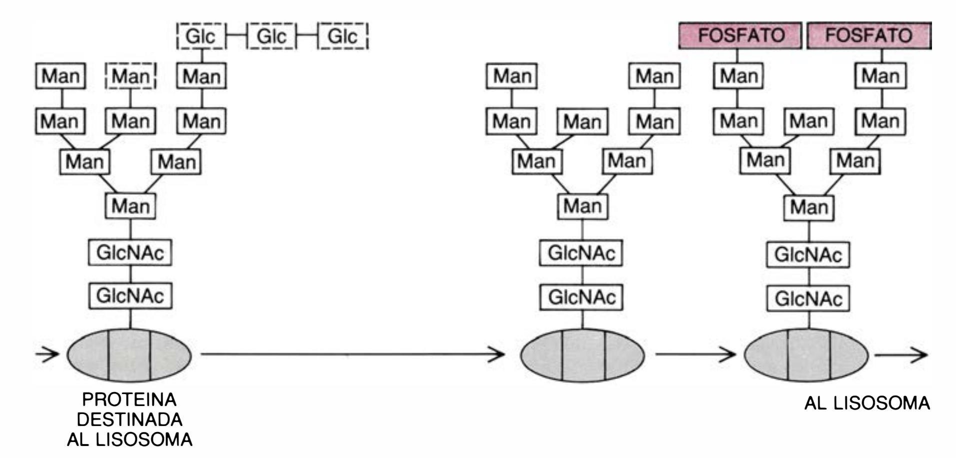
Man Man Man Man Man Man Man Man

GlcNAc GlcNAc

SA SA Gal Gal GlcNAc GlcNAc

PROTEINA DESTINADA A UN GRANULO DE SECRECION O A LA MEMBRANA PLASMATICA

A LA MEMBRANA PLASMATICA O GRANULO DE SECRECION



Man MANOSA

Glc GLUCOSA

GlcNAc *N*-ACETIL GLUCOSAMINA

Asn ASPARAGINA

SA ACIDO SIALICO

Gal GALACTOSA

3. CADENA DE OLIGOSACARIDO que se añade a casi todas las proteínas destinadas al dictiosoma cuando se encuentran aún en el retículo endoplasmático. La cadena de oligosacárido (*a la izquierda*) consta de 14 unidades de azúcar, todas de seis carbonos. Se denomina glucoproteína el péptido al que se le ha unido algún azúcar. A todas las glucoproteínas del retículo endoplasmático se les añade la misma cadena de oligosacárido, estableciéndose siempre la unión a la proteína en el aminoácido asparagina. Las enzimas del retículo endoplasmático extraen rápidamente de la cadena todas las unidades de glucosa y una de las de manosa. Las alteraciones que sufran las glucoproteínas tras su inclusión en el dictiosoma dependen del destino que les corresponda. Las proteínas de secreción y las de la membrana plasmática suelen perder la mayoría de sus unidades de manosa y adquieren ácido siálico, galactosa y unidades de *N*-acetilglucosamina (*arriba, a la derecha*). Las proteínas lisosómicas reciben unidades fosfato, pero sufren pocas modificaciones posteriores (*abajo, a la derecha*). Dibujos de Patricia y Wynne.

Glicosilación

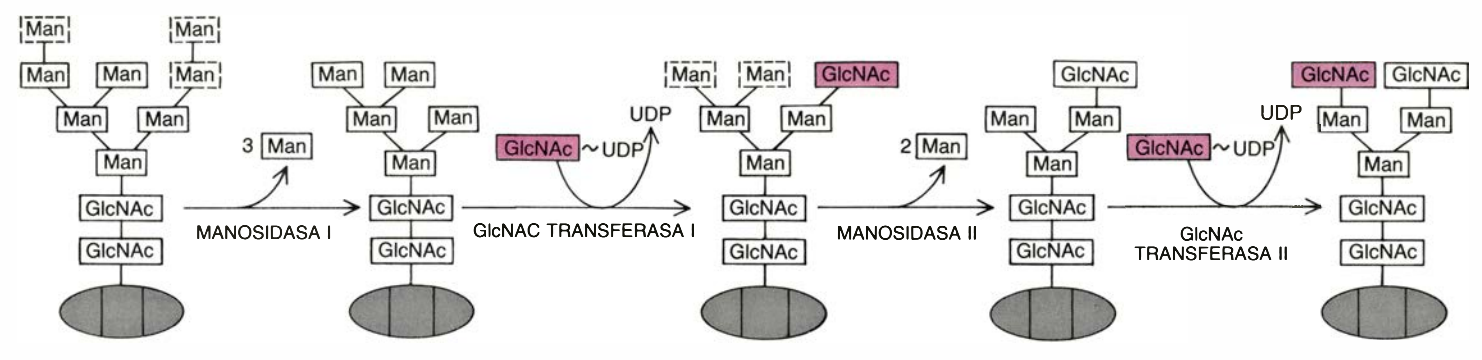
¿Cómo se organiza el dictiosoma para llevar a cabo la maduración y clasificación? El primer indicio de que los sáculos constituían compartimentos especializados para los diferentes pasos del proceso se obtuvo en las décadas de 1950 y 1960, mucho antes de que se comprendieran los mecanismos químicos del aparato. Los citólogos que empleaban colorantes histoquímicos y contrastantes para teñir el complejo de Golgi observaron que ciertas sustancias teñían algunos sáculos del dictiosoma, pero no otros. Tal tinción diferencial, no obstante, no arrojaba información precisa de la organización del dictiosoma en términos funcionales, pues el significado bioquímico exacto de la tinción era (y lo sigue siendo aún) oscura en la mayoría de los casos. Además, no se había establecido la secuencia de los pasos de maduración en los sáculos, por lo que tampoco podía hallarse relación entre las reacciones de tinción y el avance del procesado.

Hacia finales de los años 1970 se había descifrado prácticamente en su totalidad la secuencia completa de pasos mediante la cual se elaboran en el dictiosoma los oligosacáridos, las largas cadenas de azúcar de las glucoproteínas. El esclarecimiento de esa vía constituyó un gran avance en bioquímica, que requirió la contribución de diversos laboratorios. La más notable provino del laboratorio de Stuart A. Kornfeld, de la Facultad de Medicina de la Universidad de Washington; en su es-

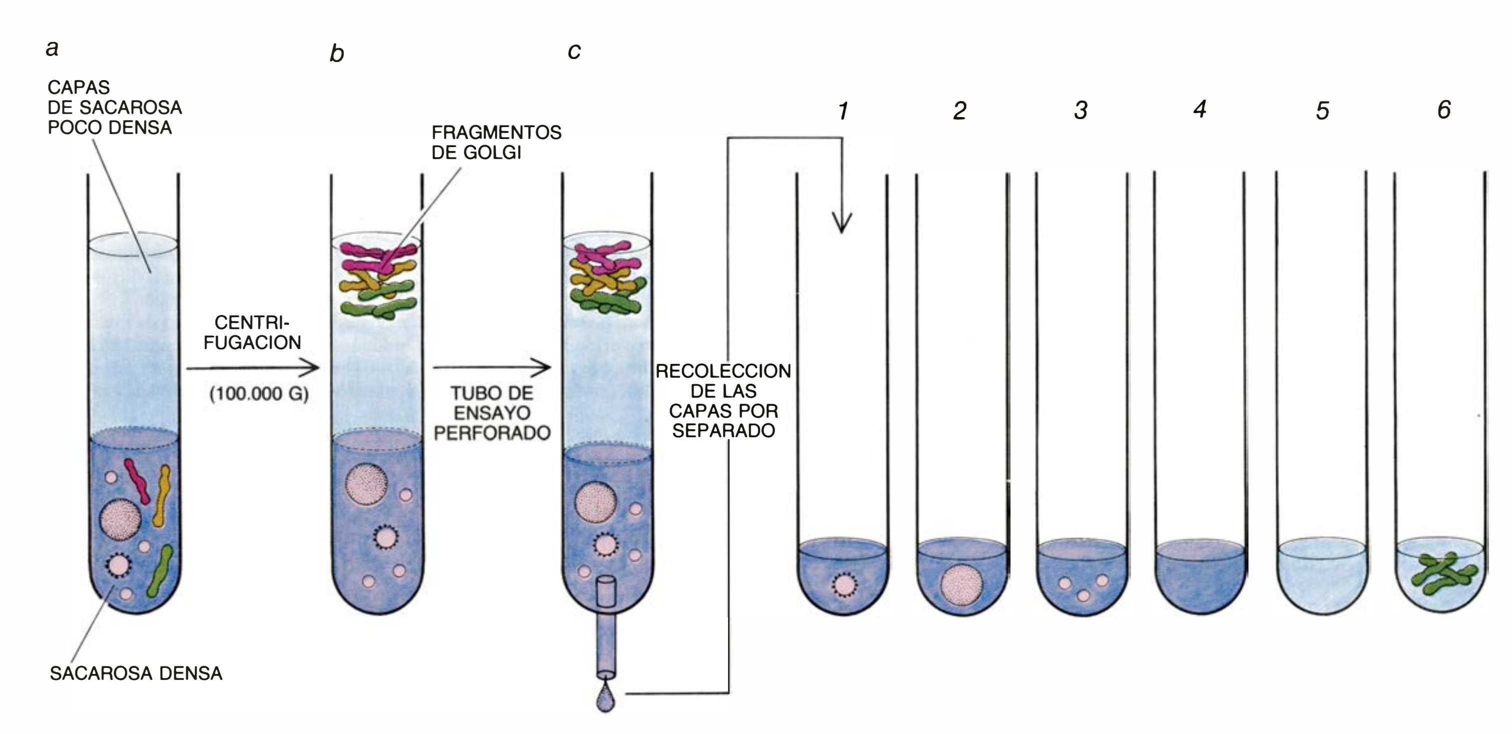
fuerzo colaboraron Harry Schachter, de la Universidad de Toronto, Robert L. Hill, del Hospital Clínico de la Universidad de Duke, Phillips W. Robbins, del Instituto de Tecnología de Massachusetts, y Kurt von Figura, de la Universidad de Munich. Primero se descubrieron las glucosiltransferasas (las enzimas que catalizan la unión de nuevos azúcares a la cadena de oligosacárido) determinándose su orden de actuación correcto. La secuencia de maduración se completó con el descubrimiento de otras enzimas que catalizan pasos intermedios no anticipados, en los que se eliminan de la cadena azúcares muy señalados.

La vía metabólica de maduración parte del lumen del retículo endoplasmático, donde se añade siempre la misma molécula de oligosacárido a toda glucoproteína recién fabricada. El oligosacárido comprende 14 moléculas de azúcar: dos moléculas de *N*-acetilglucosamina (GlcNAc), nueve moléculas de manosa y tres de glucosa. (Esos azúcares, y los añadidos posteriormente a la cadena de oligosacárido en el dictiosoma, son, o bien azúcares de seis carbonos, o bien derivados químicos de azúcares de seis carbonos.) Hallándose aún la proteína en el retículo endoplasmático, se eliminan rápidamente las tres unidades de glucosa y una de manosa, y las proteínas se trasladan en vesículas al aparato de Golgi.

Merced al procesado que sufren en el retículo endoplasmático, todas las glucoproteínas, por diversas que sean, alcanzan la cara *cis* del dictiosoma portando la misma cadena de oligosacárido. El tratamiento que recibirán den-



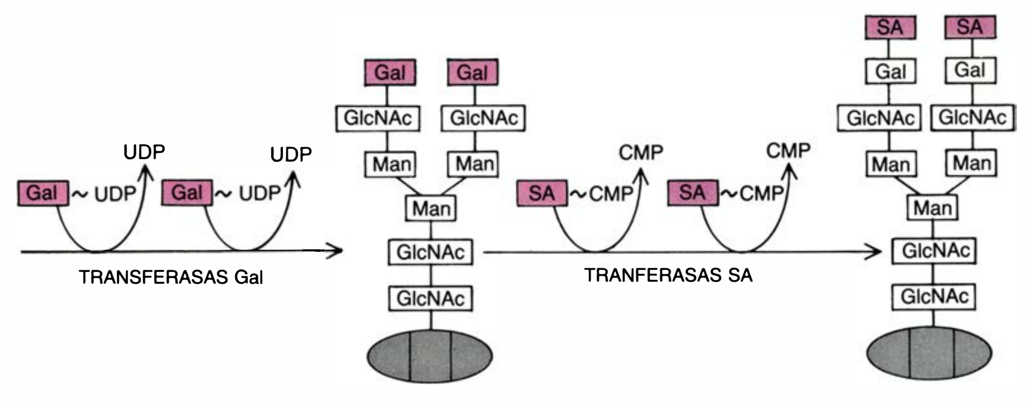
4. VIA DE LA GLICOSILACION, secuencia de pasos enzimáticos por los que la cadena de oligosacárido de una glucoproteína se modifica en el dictiosoma. La vía esquematizada aquí presenta la modificación de una proteína de secreción o de membrana plasmática típica. En primer lugar, la enzima denominada manosidasa I extrae tres unidades de manosa de la cadena. Inmediatamente después, la *N*-acetilglucosamina transferasa I añade una unidad de *N*-acetilglucosamina (GlcNAc). La adición de azúcares requiere un considerable aporte de energía, que se obtiene por la rotura de un enlace rico en energía previamente formado entre el azúcar y un grupo fosfato incardinado en una molécula accesoria: el uridíndifosfato (UDP) o el citidínmonofosfato (CMP). Tras la adición



5. EXPERIMENTOS DE GRADIENTE DE DENSIDAD que proporcionaron la prueba inicial de que cada grupo de enzimas de maduración del aparato de Golgi se encuentra en una porción distinta del dictiosoma. Se fragmentaron las células y se colocaron en una solución densa de sacarosa, en el fondo de un tubo de ensayo (*a*). Se añadieron capas de sacarosa de densidad decreciente sobre la solución que contenía los fragmentos celulares y se centrifugó el tubo hasta alcanzar una fuerza centrífuga equivalente a 100.000 veces la fuerza de la gravedad (*b*). La centrifugación por gradiente de densidad impulsó a cada tipo de fragmento celular, incluidos los trozos de cisternas de Golgi, a subir hasta una capa de sacarosa cuya densidad igualara la suya. Se drenó luego el tubo de centrífuga gota a gota en una serie de tubos, recogiéndose en cada uno membranas de igual densidad (*c*). Se detectaron fragmentos de las cisternas de Golgi en tres tubos, de lo que se dedujo la existencia de tres tipos de fragmentos con distintas densidades. Por análisis químico se constató que cada tipo de fragmento iba

tro de la cisterna, sin embargo, es bien diverso. Por ejemplo, a las proteínas que irán a parar a los lisosomas, tras su identificación como tales, se les añaden grupos fosfato en su cadena de azúcar, pero prácticamente no sufren ulteriores modificaciones. Las proteínas de secreción y las de la membrana plasmática, en cambio, atraviesan por regla general una maduración más profunda, que comprende la extracción de casi todas sus unidades de manosa. La manosa se elimina en dos pasos: en primer lugar, la enzima manosidasa I extrae tres unidades concretas de manosa; inmediatamente después, la enzima GlcNAc transferasa I empalma una molécula de GlcNAc a una de las unidades de manosa restantes. La manosidasa II extrae seguidamente dos unidades más de manosa y la GlcNAc transferasa II añade otra molécula más de GlcNAc. Completadas las sustracciones de manosas y la adición de GlcNAc, otras enzimas añaden galactosa y ácido siálico a las cadenas de oligosacáridos de las proteínas.

Los nuevos datos recabados sobre la vía de la glicosilación proporcionaron los instrumentos moleculares adecuados para examinar la organización interna del aparato de Golgi. En 1981, William G. Dunphy y Erik Fries (a la sazón estudiante de licenciatura y becario postdoctoral de mi laboratorio, respectivamente) y el autor descubrieron que la manosidasa I se hallaba en una porción distinta del aparato de Golgi de aquella que albergaba las enzimas que añaden galactosa y ácido siálico. Los experimentos en que se basaba nuestro descubrimiento radicaban en la diferente densidad de los compartimentos del aparato de Golgi. Se prepararon tubos de ensayo con una solución densa de sacarosa en el fondo. Se rompieron las células para liberar los orgánulos, introduciéndose en tubos los fragmentos celulares resultantes. Sobre la solución densa de sacarosa del fondo del tubo se añadieron capas de solución de sacarosa de densidad decreciente. Sometiendo a centrifugación esos tubos, las partículas sólidas que contengan suben hasta alcanzar una capa cuya densidad coincide con la suya propia.

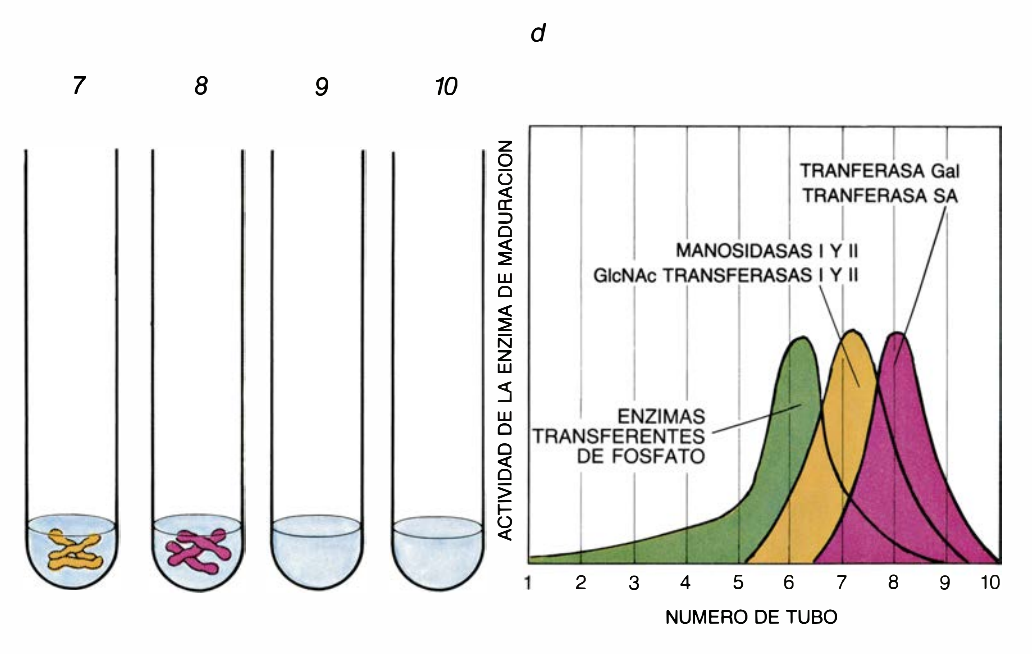


de la primera GlcNAc, la manosidasa II extrae dos unidades de manosa y la GlcNAc transferasa II añade otra de GlcNAc. Los pasos finales contemplan la adición de galactosa y ácido siálico a cargo de enzimas específicas. La secuencia precisa de los sucesivos pasos enzimáticos implicados en el procesado de las glucoproteínas en el aparato de Golgi se esclareció a lo largo de la década de 1970. Una vez conocidos los pasos, se emprendió la localización de las diversas enzimas de la vía de la glicosilación contenidas en el dictiosoma.

Tres compartimentos

Cuando se rompen las células, antes de centrifugarlas, las cisternas (o los fragmentos que de ellas queden) suelen desgarrarse. Si los restos de las cisternas de las diferentes partes del dictiosoma tienen distintas densidades, quedarán separados en el gradiente de sacarosa durante la centrifugación. Cabe determinar el contenido de cada capa del tubo por drenaje gota a gota, sometiendo cada porción a un análisis bioquímico. Con Dunphy y Fries encontramos que, en efecto, los trozos de cisternas se habían separado en dos regiones. El conjunto de fragmentos más densos contenía la mayor parte de la manosidasa I; el menos denso, las galactosa-transferasas y las ácido-siálico-transferasas. De lo cual se concluyó que las unidades de manosa debían extraerse en alguna parte del dictiosoma antes de que, en otro lugar, se añadieran la galactosa y el ácido siálico. Esa fue la primera prueba de que el dictiosoma contiene compartimentos especializados bioquímicamente.

Se confirmó la indicación mediante experimentos en células infectadas con un virus que provoca la denominada estomatitis vesicular; las células se obtuvieron de ovarios de hámsters. Al entrar en la célula, tales virus usurpan la maquinaria de síntesis proteica de la



asociado a un conjunto de enzimas de maduración (*d*). Los fragmentos más densos contenían enzimas catalizadoras de la adición de grupos fosfato a las proteínas destinadas a los lisosomas. Los fragmentos medios portaban enzimas para la extracción de manosa y adición de GlcNAc a las proteínas de secreción y a las proteínas de la membrana plasmática. En los fragmentos menos densos aparecieron enzimas que mediaban en la adición de galactosa y ácido siálico. Los hallazgos derivados del experimento del gradiente de densidad señalaban que, cuando menos, existen tres tipos de cisternas de Golgi, especializados bioquímicamente en llevar a cabo ciertos pasos de la vía de la glicosilación de las proteínas en su tránsito por los dictiosomas.

célula para fabricar sus propias proteínas. El virus de la estomatitis vesicular contiene un solo tipo de glucoproteína, denominado proteína *G*. Así, el aparato de Golgi, que en una célula no infectada contiene centenares de tipos de glucoproteínas, está ocupado en la célula infectada casi por completo por un único tipo de glucoproteína: la proteína *G*. Ello permite un seguimento relativamente fácil de ese péptido a través del dictiosoma. Se detectaron en las fracciones de membrana más densas, que contenían manosidasa I, las proteínas *G* a las que acababa de extraerse las primeras unidades. Sin embargo, las proteínas *G* que recibían galactosa se descubrieron en las fracciones menos densas, que contenían galactosa-transferasas.

Antes de 1983 demostramos, junto con otros autores (en especial Kornfeld y Carlos B. Hirschberg, de la Facultad de Medicina de la Universidad de San Luis), que casi todas las enzimas de la vía de la glicosilación estaban asociadas a ciertas fracciones del aparato de Golgi. La manosidasa II y las GlcNAc transferasas se detectaron en la fracción densa, donde se había hallado la manosidasa I. Se separó esa capa de aquella otra donde se encontró galactosa y ácido-siálico-transferasas. Sin duda tenían importancia esos hallazgos, pero no eran tan espectaculares como el descubrimiento realizado por Kornfeld y sus colegas, que advirtieron la presencia de las enzimas que añaden fosfatos a las proteínas lisosómicas en una tercera fracción, aún más densa que la que contenía las manosidasas. Quedaba claro que el aparato de Golgi comprendía no menos de tres compartimentos especializados bioquímicamente. El siguiente problema consistía en localizar cada compartimento en el dictiosoma.

6. COMPARTIMENTO MEDIANO del aparato de Golgi, identificado en el laboratorio del autor como la porción de dictiosoma que alberga las GlcNAc transferasas; la identificación se realizó por microscopía electrónica y una técnica de tinción. La electromicrografía muestra un dictiosoma formado por cuatro cisternas. El par central ha sido oscurecido por un método de tinción que indica la presencia de una de las enzimas que, en el dictiosoma, añaden GlcNAc a las glucoproteínas. El colorante se formuló preparando anticuerpos monoclonales para la enzima, que sólo se unen a esa proteína. Se empalmó indirectamente el anticuerpo a peroxidasa de rábano, enzima cuyo producto da una tinción oscura. Al introducir el anticuerpo en células hepáticas de conejo, se unió a la enzima que añade GlcNAc; la peroxidasa tiñó sólo las cisternas donde se encontraba esta enzima. La localización de la enzima que añade GlcNAc en el compartimento mediano constituyó un importante paso en la confección del mapa del dictiosoma; pudo deducirse inmediatamente que las enzimas que añaden fosfato deben ubicarse en el primer compartimento, el *cis*, y que las que añaden galactosa y ácido siálico deben localizarse en el tercero, el compartimento denominado *trans*.

Mapaje de los compartimentos

Dado que deben desgarrarse las cisternas para que las fracciones se separen en el gradiente de sacarosa, los métodos basados en el gradiente de densidad no son apropiados para localizar los compartimentos definidos bioquímicamente en el aparato de Golgi intacto. De modo que, para distinguir el mapa estructural, recurrimos a la microscopía electrónica de células intactas. Los trabajos sobre gradiente de densidad habían demostrado que las enzimas responsables de la transferencia de fosfatos a las proteínas lisosómicas, las enzimas transferentes de GlcNAc y las transferentes de galactosa, debían encontrarse en cisternas diferentes. Se decidió, por tanto, para localizar el compartimento que albergaba cada enzima, emplear las transferasas como marcadores: cada enzima teñiría selectivamente su compartimento en el dictiosoma de una célula intacta. Podrían luego, por microscopía electrónica, identificarse los compartimentos teñidos.

Aunque la descripción del procedimiento resulta fácil, no lo es tanto ponerlo en práctica. Primero, las enzimas deben obtenerse en soluciones casi puras, lo cual constituye de por sí una dura tarea. Debe luego inyectarse la enzima purificada a ratones de laboratorio, para que fabriquen anticuerpos frente a la substancia extraña. Los anticuerpos así obtenidos constituirán el material de partida de un complejo proceso que culmina en la consecución de anticuerpos monoclonales para la transferasa: anticuerpos que reaccionan exclusivamente con esa enzima. Cuando se introducen en una célula, los anticuerpos monoclonales se unen sólo a las cisternas de Golgi que contienen la transferasa; se visualizan bajo el microscopio electrónico empalmando a los anticuerpos monoclonales una peroxidasa, enzima cuyo producto provoca una tinción oscura.

Decidimos utilizar esta técnica de anticuerpos para localizar la GlcNAc transferasa I. Se escogió esta enzima porque actúa en el centro de la vía de la glicosilación: de poderse determinar los límites físicos del compartimento mediano, se habrían caracterizado simultáneamente las fronteras de los compartimentos inicial y final. Por otra parte, Hill acababa de purificar la GlcNAc transferasa I para otros propósitos. Dunphy preparó GlcNAc transferasa I por el método de Hill, generó un anticuerpo monoclonal para la enzima y lo utilizó con la peroxidasa. Se incubaron con el anticuerpo marcado células hepáticas de conejo, cuyos dictiosomas tienden a presentar cuatro o cinco cisternas: abiertas ya las células hepáticas, el anticuerpo podía penetrar por su membrana externa y alcanzar el citoplasma. Para satisfacción nuestra, encontramos que la GlcNAc transferasa I estaba confinada a dos o tres cisternas del centro del dictiosoma; se las denominó *medianas*.

Independientemente de los trabajos sobre el gradiente de densidad, la localización de la enzima que añade GlcNAc por medio del método de tinción confirmó inmediatamente el principio de los tres compartimentos: se añadía en las cisternas *medianas,* pero no en la cisterna *cis* ni en la *trans* de cada extremo. Empezaba a configurarse el deseado mapa que correlacionara la estructura con la función. Algunos descubrimientos anteriores de otros laboratorios ayudaron a completar el cuadro. En 1982 (dos años antes de que localizáramos las cisternas *medianas*) Jürgen Roth, de la Universidad de Ginebra, y Eric Berger, de la Universidad de Berna, habían determinado mediante métodos similares a los nuestros que las enzimas que añaden galactosa sólo se hallan en las cisternas *trans*. Sus resultados, combinados con los obtenidos por nuestro grupo, demostraban que las glucoproteínas recibían GlcNAc en las cisternas *medianas* antes de pasar a las cisternas *trans,* donde entraba galactosa y probablemente ácido siálico. Puesto que no se han purificado aún las enzimas que unen fosfatos a las cadenas de azúcar de las enzimas lisosómicas a su entrada en el aparato de Golgi, no se han añadido al mapa. Sin embargo, parece casi seguro que se encontrarán en las únicas cisternas que no hemos tratado: las del compartimento *cis*.

El sencillo mapa tripartito reseñado hasta el momento no tiene por qué agotar la organización en compartimentos del aparato de Golgi. Parece más que probable que existan subdivisiones aún menores. Por ejemplo, el compartimento mediano, que consta a menudo de varias cisternas, podría dividirse en subcompartimentos especializados. Los futuros trabajos probablemente incrementen el número de unidades funcionales del mapa. Sin embargo, hay razones para suponer que su número no crecerá mucho. Cabe sospechar que la división en compartimentos del aparato de Golgi resulte tan fundamental para el funcionamiento celular que sea uniforme en todos los tipos celulares. Los menores dictiosomas tienen cuatro cisternas. Si las divisiones funcionales básicas se conservan en todas las células, los dictiosomas con cuatro cisternas deben presentar todas las divisiones funcionales. Resulta verosímil, por tanto, que no haya más de cuatro compartimentos básicos. Los complejos con más de cuatro cisternas quizá dispongan de varias copias de un tipo u otro, pero es de suponer que no correspondan a nuevas divisiones funcionales.

¿Por qué compartimentar?

Si bien la organización en compartimentos del aparato de Golgi resulta ya irrebatible, sigue sin dilucidarse el propósito fundamental de tal distribución. La organización en compartimentos ofrece algunas ventajas estratégicas en la maduración de la cadena de oligosacárido. Por ejemplo, durante su transformación, las proteínas lisosómicas retienen todas sus unidades de manosa a pesar de estar expuestas a las enzimas de extracción de manosa de las cisternas *medianas*. Posiblemente se conserven las unidades de manosa porque las proteínas destinadas a los lisosomas reciban sus unidades fosfato en el compartimento *cis*; de alguna manera, los fosfatos evitan la sección de la manosa en el compartimento *mediano*. No habiéndose eliminado las unidades de manosa, no puede añadirse GlcNAc en el compartimento *mediano,* ni galactosa al ácido siálico en el compartimento *trans*.

La organización en compartimentos quizá contribuya también a la clasificación de las proteínas para su envío. Una característica sorprendente del mecanismo interno del dictiosoma es que las proteínas no suelen separarse físicamente de acuerdo con su destino hasta que alcanzan el compartimento *trans*. La prueba de ello es que muchas glucoproteínas destinadas a los gránulos de secreción, a la membrana plasmática e incluso a los lisosomas, contienen unidades de galactosa y ácido siálico, que sólo se añaden en el compartimento *trans*.

Ello no obstante, probablemente se reconozca y "etiquete" cada tipo de proteína para su envío a un determinado destino mucho antes. Kornfeld y sus colegas descubrieron que las proteínas lisosómicas se distribuían en un proceso de dos etapas de ese tipo. En la primera fase se añadían fosfatos en el compartimento *cis,* que servían para etiquetar las proteínas con vistas a una ulterior clasificación. La enzima que transfería fosfato reconocía cierta característica estructural, aún desconocida, única de las proteínas lisosómicas. No reconocía la cadena de azúcar común a todas las glucoproteínas, ni tampoco transfería fosfato a las glucoproteínas destinadas a otros compartimentos que no fueran los lisosomas. Las proteínas etiquetadas las capturaba posteriormente un sistema receptor específico de los fosfatos; las empaquetaba en vesículas que se fundirían luego con los lisosomas. No se sabe aún si mecanismos análogos sirven de base a la clasificación de otros tipos de proteínas. De ser comunes esos mecanismos secuenciales de distribución, el dictiosoma estaría dividido principalmente con el fin de facilitar el reconocimiento, clasificación y "direccionamiento" de las proteínas en su paso a través del dictiosoma de forma secuencial y ordenada.

El paso de *cis* a *trans*

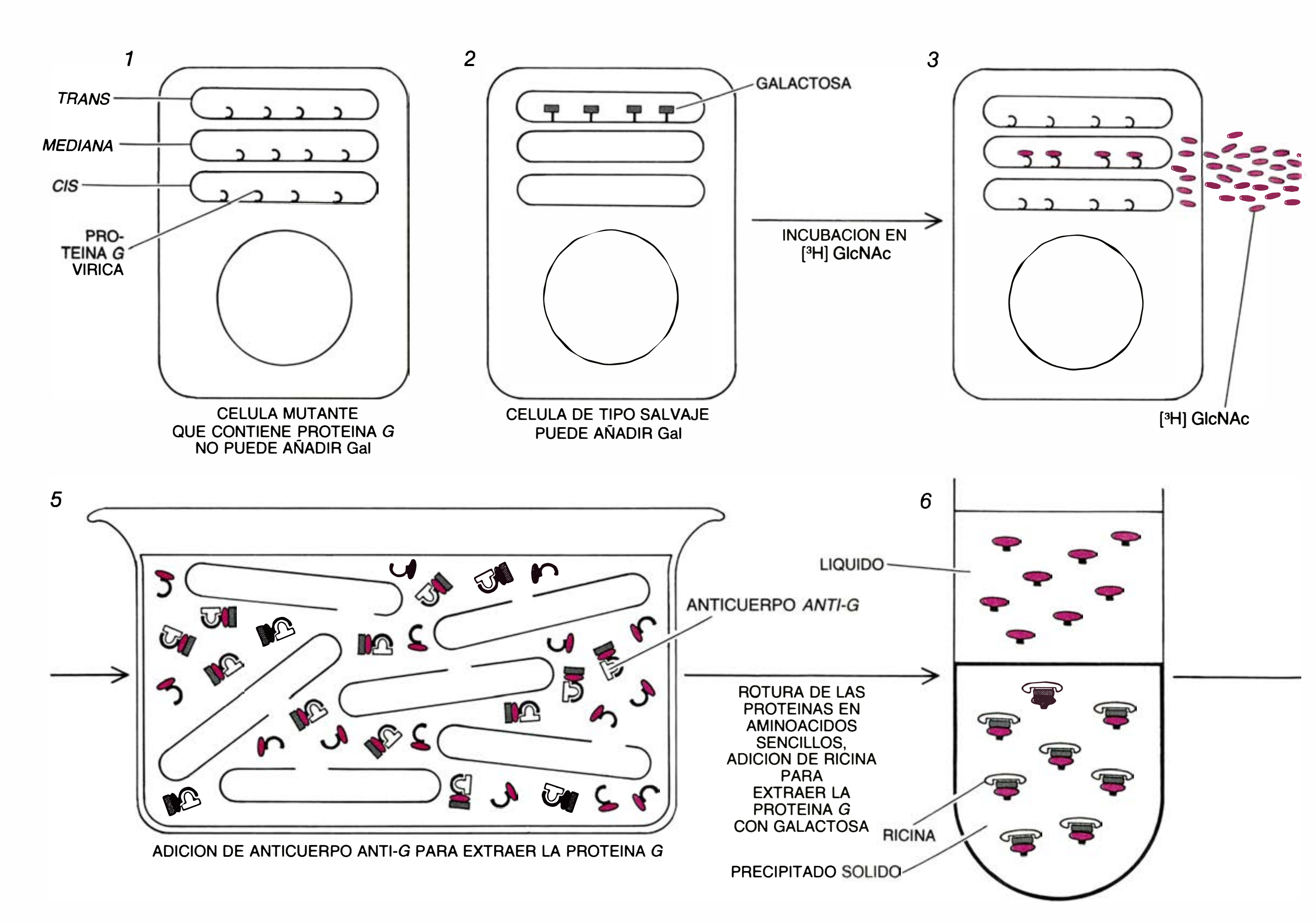
Cualquiera que sea el propósito global de la distribución en compartimentos, una cosa está clara: para que funcione el sistema de compartimentos, las glucoproteínas deben atravesar todos siguiendo la secuencia correcta. Se han propuesto dos modelos principales para explicar cómo las proteínas pasan de *cis* a *trans*. En uno de los modelos, que podría denominarse de progresión de las cisternas, se forman sin cesar nuevas cisternas, al tiempo que las vesículas derivadas del retículo endoplasmático se unen en la cara *cis* del dictiosoma. Cada cisterna recién formada se desplaza entonces a través del dictiosoma; las reacciones de maduración que tienen lugar dentro del sáculo varían al progresar hacia la cara *trans*. Al alcanzarla se rompe la cisterna en vesículas de transporte que llevan las proteínas a sus destinos finales. Según este esquema, no se transfiere material al-

guno entre cisternas, sino que éstas van cambiando sus características bioquímicas a medida que van avanzando.

Hasta hace poco, el modelo de la progresión de las cisternas era la hipótesis de más amplia aceptación. Hasta el punto de que la cara *cis* del dictiosoma se conocía como la cara de formación y, la cara *trans,* como la cara madura. Los recientes trabajos sobre la distribución en compartimentos han transformado el panorama. Puesto que, según se sabe ahora, cada grupo de cisternas posee un contenido bioquímico único, resulta difícil imaginar que un compartimento se convierta en otro. De ahí que la hipótesis alternativa haya ganado atractivo: las cisternas permanecen fijas, mientras que las glucoproteínas en maduración se transportan en vesículas que brotan de la membrana de una cisterna de un compartimento y se funden con la membrana de una cisterna del compartimento siguiente. Ciertas pruebas circunstanciales dan sostén a esta hipótesis. El dictiosoma aparece rodeado de un enjambre de pequeñas vesículas que, se sabe, contienen proteínas objeto de transporte. Se sabe también que las vesículas de transporte son suficientemente selectivas para extraer las glucoproteínas en fase de maduración de una cisterna y dejar aquí las enzimas de procesado. Además, las vesículas constituyen el medio usual de transporte entre otros compartimentos celulares.

Cabe decidir cuál de los modelos es el correcto dilucidando si las proteínas son capaces de "saltar" de un dictiosoma a otro. Si una glucoproteína empieza su tránsito en un dictiosoma y lo termina en otro, se sigue que las proteínas se transportan de cisterna en cisterna. La progresión de las cisternas no admite el salto entre diferentes dictiosomas. Desgraciadamente, no puede detectarse el salto en una sola célula. Toda célula contiene muchas copias de dictiosomas idénticos, todos ellos en actividad. Si se encuentra una determinada molécula de glucoproteína en el compartimento *trans* de un dictiosoma, no hay modo de averiguar si la proteína procede del compartimento mediano del mismo dictiosoma o de otro de un dictiosoma distinto.

Para averiguar si se producían tales saltos, diseñamos un sistema experimental con dos tipos de células cuyos dictiosomas funcionaban de forma diferente. Igual que las células emplea-



7. SALTO ENTRE COMPARTIMENTOS del dictiosoma, demostrado en un complejo experimento llevado a cabo en el laboratorio del autor, en 1983. Se realizó sobre dos tipos de células ováricas de hámster. Uno era un mutante que no podía añadir galactosa a las glucoproteínas en el compartimento *trans*. Las células mutantes se infectaron con un virus, lo que determinó que sus dictiosomas no contuvieran más que una proteína vírica, la proteína *G* (*1*). El otro tipo eran células salvajes, normales, que podían añadir galactosa (*2*). Se colocaron ambos tipos celulares durante breve tiempo en un medio que contenía un precursor de la GlcNAc marcado con tritio (^{3}H), un isótopo radiactivo del hidrógeno (*3*). En los compartimentos medianos de los dictiosomas de las células mutantes, las enzimas de maduración añadían GlcNAc marcado con tritio a las proteínas *G*. Se fundían seguidamente los dos tipos celulares (*4*). Tras una breve incubación, las células fusionadas se disolvían en una solución de jabón. Se emplearon anticuerpos contra la proteína *G* para purificar esa proteína de la solución (*5*). Se degradó la proteína *G* en sus aminoácidos componentes y se añadió a la solución que la contenía una proteína vegetal especializada, denominada ricina

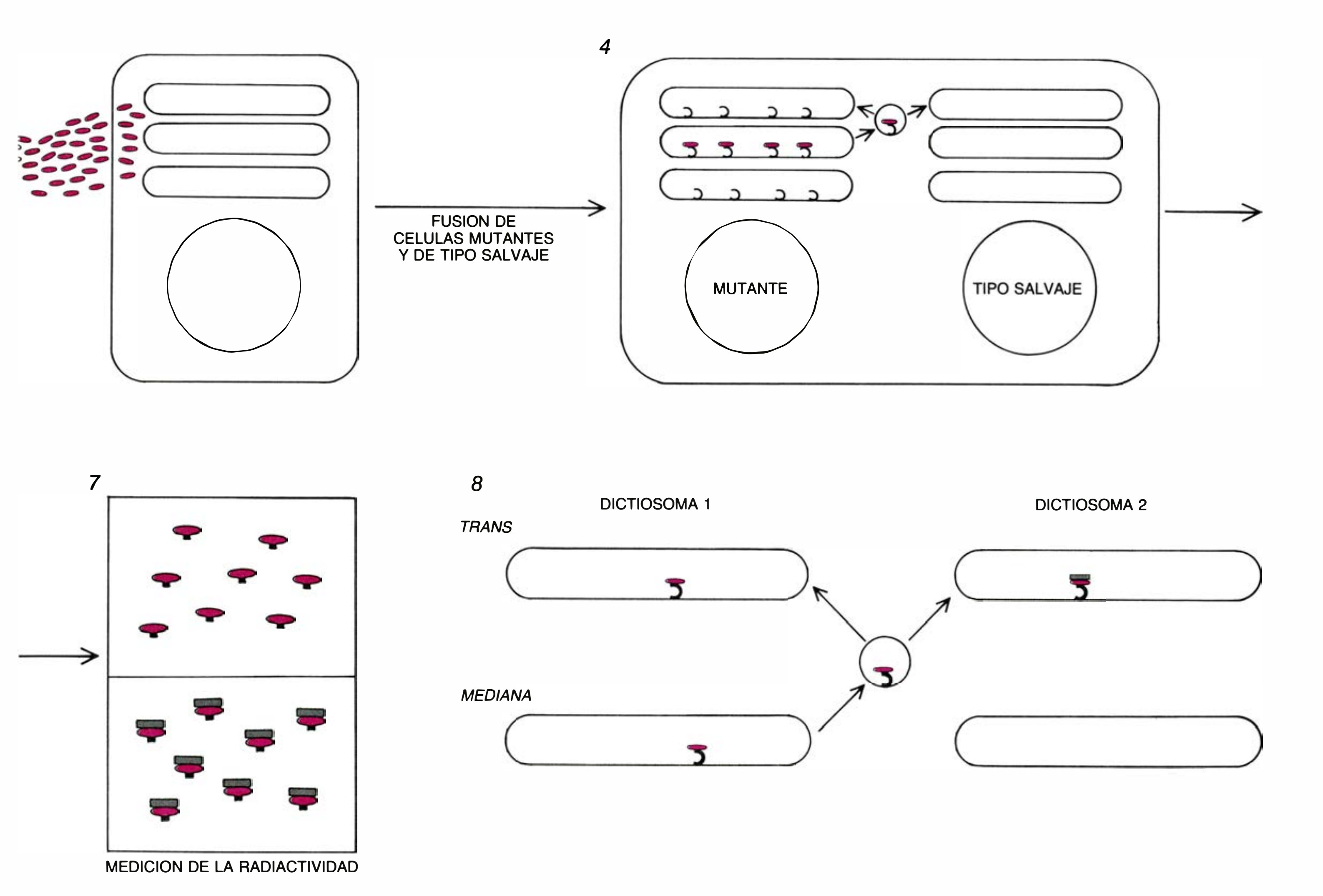
das en algunos de los trabajos de confección de mapas, se trataba de células ováricas de hámster. Un tipo era salvaje (normal) y podía, por supuesto, añadir galactosa a sus glucoproteínas. El otro tipo era una línea mutante aislada por Kornfeld y sus colegas a mediados de la década de 1970. Los mutantes presentaban un defecto genético que les impedía añadir galactosa a las glucoproteínas en el compartimento *trans* de sus dictiosomas. Para facilitar el experimento se infectó las células mutantes con el virus de la estomatitis vesicular.

Como se ha descrito anteriormente, en las células infectadas por ese virus el aparato de Golgi está casi completamente ocupado por una única glucoproteína en tránsito, la proteína *G,* codificada por el material genético del virus. Puesto que las células de tipo salvaje no estaban infectadas, carecían de proteína *G.*

Se aprovecharon las diferencias existentes entre los dictiosomas de las células mutantes y salvajes para determinar si la proteína *G* saltaba de un tipo a otro de dictiosoma cuando se fusionaban las células mutantes con las normales. Se incubaban primero las células en un medio donde había un precursor de la GlcNAc que contenía tritio, un isótopo radiactivo del hidrógeno. Los mutantes incorporaron el azúcar radiactivo en los compartimentos *medianos* de sus dictiosomas, para añadirlo a las proteínas *G.* (Las células de tipo salvaje también incorporaban el azúcar, pero no disponían de proteína *G* a la que añadirlo.) Inmediatamente se fusionaban las células de tipo salvaje y las mutantes para formar un citoplasma común que contenía tanto dictiosomas de tipo salvaje como dictiosomas mutantes.

Pruebas del salto

En un principio, toda la proteína *G* radiactiva se encontraba en los complejos de Golgi mutantes. ¿Salían las proteínas *G* de los dictiosomas de las células de tipo salvaje? Hubo que emplear un complejo procedimiento analítico para averiguarlo. Tras una breve espera que permitiera el salto postulado, se disolvieron en una solución de jabón las células fusionadas. Se hizo uso de anticuerpos contra la proteína *G* para purificarla a partir del extracto crudo. Mediante una proteína vegetal especializada, que se une sólo a las ca-



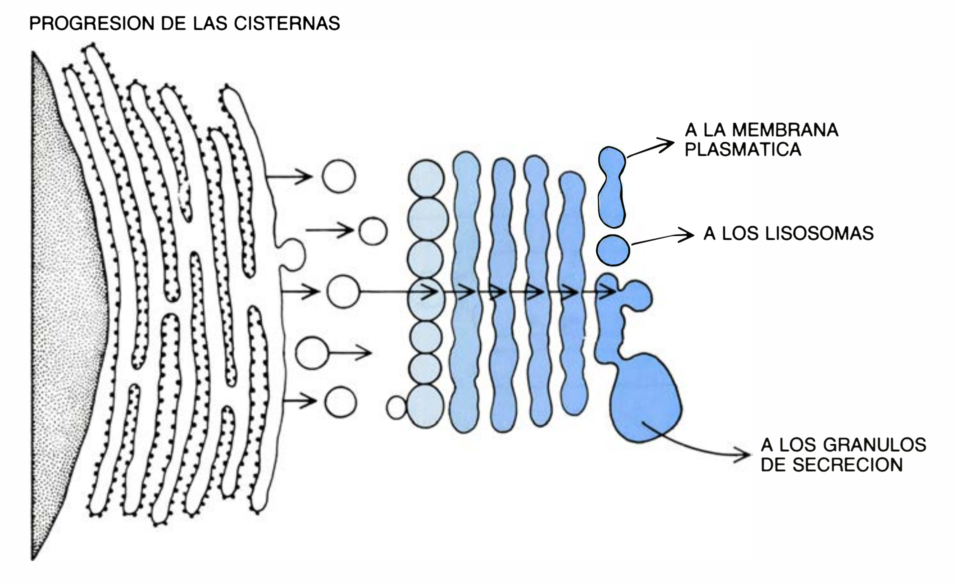
(del tipo de las lectinas). La ricina se une a la galactosa formando un precipitado que puede separarse de la porción líquida de la solución (*6*). Se separaron a continuación las proteínas *G* con cadenas de galactosa de las que no presentaban galactosa. Puesto que ambos tipos eran radiactivos, se determinaron sus cantidades relativas mediante un contador de centelleo, dispositivo que detecta la radiactividad. Se detectó aproximadamente la misma cantidad de proteína *G* con y sin galactosa (*7*). La única fuente de proteína *G* radiactiva era el compartimento *mediano* de las células mutantes, pero la proteína *G* sólo podía haber adquirido galactosa en el compartimento *trans* de las células de tipo salvaje, de modo que cualquier proteína *G* con galactosa necesariamente tenía que haber "saltado" de una cisterna *mediana* mutante a una cisterna *trans* de tipo salvaje al fusionarse las células (*8*). La presencia de galactosa en la mitad de las proteínas *G* indicaba que, al abandonar la proteína una cisterna mediana mutante, la probabilidad de que fuera a parar a un dictiosoma diferente era de, por lo menos, el 50 por ciento. Si bien quedaba probada la capacidad de las glucoproteínas para viajar de un dictiosoma a otro, esa elevada frecuencia no es habitual.

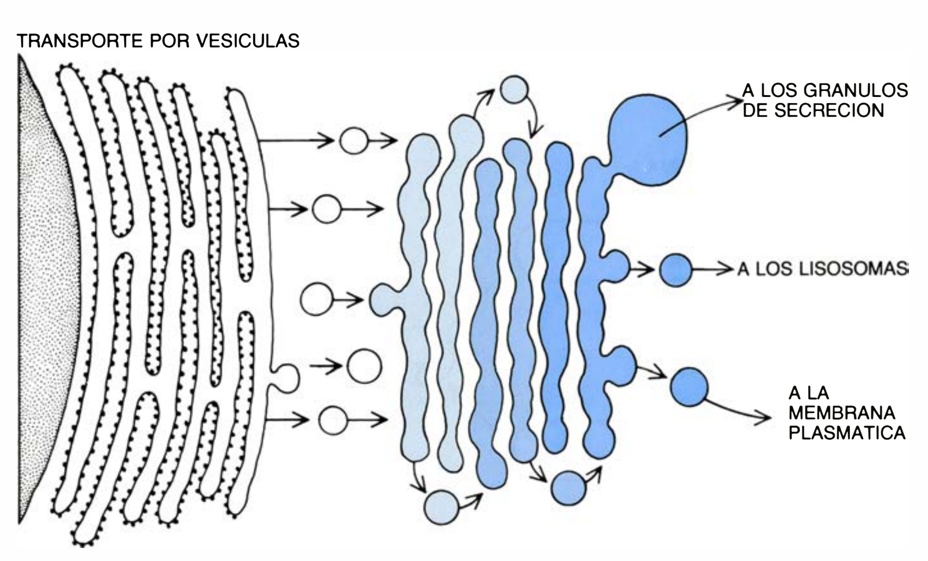
denas de azúcar que presentan galactosa, se separaron las cadenas de azúcar de las proteínas *G* con galactosa de aquellas otras que no tenían. Dado que ambos tipos de proteínas *G* portaban GlcNAc radiactiva, se empleó, para determinar las cantidades relativas de los dos grupos, un aparato denominado contador de centelleo, que mide la radiactividad.

¿Qué información podía esperarse de este elaborado procedimiento? La única fuente de proteína *G* radiactiva era el compartimento mediano del dictiosoma de las células mutantes (el compartimento al que se añadió la GlcNAc radiactiva). Por otro lado, la galactosa sólo podía añadirse en el compartimento *trans* de los dictiosomas procedentes de las células de tipo salvaje. De modo que cualquier proteína *G* radiactiva que portara galactosa habría de haber saltado de una cisterna *mediana* mutante a una cisterna *trans* de tipo salvaje. Las moléculas de proteína *G* que no contuvieran galactosa habrían seguido su camino hasta el compartimento *trans* del dictiosoma mutante. (A pesar de su incapacidad para añadir galactosa, se sabía que las células mutantes transportaban normalmente proteínas a través de las cisternas.) En esas circunstancias, el método indicaría la ocurrencia del salto. Es más, las proporciones relativas de las dos fracciones de proteína *G* (con y sin galactosa) indicarían la frecuencia de ese trasvase.

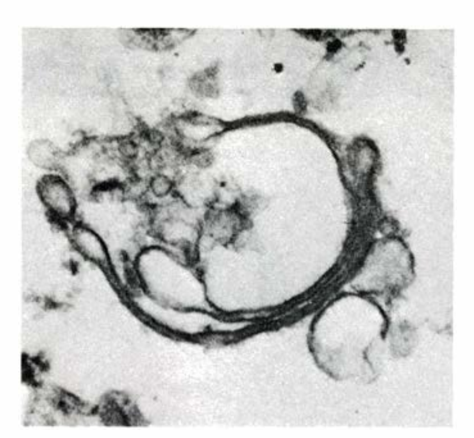
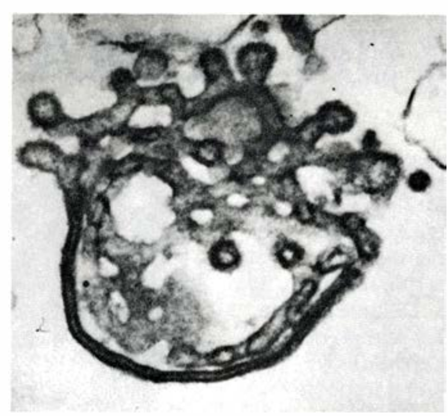
Para nuestro asombro, comprobamos que no sólo se producía el hipotético salto entre cisternas, sino que constituía tanto la excepción como la regla: aproximadamente la mitad de la proteína *G* había adquirido galactosa, de lo que cabía deducir que, cuando una proteína *G* abandonaba el compartimento *mediano* del dictiosoma mutante, elegía prácticamente al azar el tipo de dictiosoma al que se dirigiría. Ese salto estocástico contradecía la progresión de las cisternas. Las glucoproteínas transportadas no se mueven necesariamente de forma sistemática a través de un dictiosoma. Antes bien, van de un compartimento al siguiente en vesículas que pueden abandonar el dictiosoma en cada transferencia. Para que las proteínas atraviesen los compartimentos de forma ordenada, las vesículas deben poseer la capacidad intrínseca de encontrar una cisterna que corresponda al siguiente compartimento de la secuencia. Dado que los dictiosomas pueden hallarse esparcidos por toda la célula, la identificación ha de realizarse sin pistas de proximidad física o de la organización general del citoplasma.

Trabajos posteriores han empezado a revelar los perfiles del sistema de transporte vesicular. Utilizando métodos análogos a los empleados para seguir la proteína *G* de su posición *mediana* a la *trans*, demostramos que la proteína saltaba también de la posición *cis* a la *mediana*. Cuando la proteína *G* pasa al compartimento *mediano*, se le añade GlcNAc. El hecho de que una proteína pueda introducirse en la cisterna donde se añade GlcNAc, y luego salir de ella, pone de manifiesto que el dictiosoma alberga tres compartimentos funcionalmente distintos y que las vesículas difusibles vehiculan el transporte a través de la secuencia de compartimentos. El mapa funcional establecido mediante los experimentos de salto encaja, por tanto, con la cartografía bioquímica obtenida en los experimentos de gradiente de densidad y con el mapa estructural derivado de la microscopía electrónica. Comprobamos, asimismo, que el transporte vesicular era un proceso unidireccional. Una proteína que alcanza el comparti-





8. DOS MODELOS se han propuesto para explicar el desplazamiento de las glucoproteínas a través del dictiosoma. En la progresión de las cisternas (*dibujo superior*) se forma una nueva cisterna por fusión de vesículas en la cara *cis* del dictiosoma. Al formarse nuevas cisternas detrás de aquélla, la cisterna avanza posiciones por el dictiosoma, aproximándose a la cara *trans*. Las reacciones de maduración que se producen dentro de la cisterna cambian en cierta manera al atravesar ésta los tres compartimentos. En la cara *trans* del dictiosoma, la cisterna se rompe en vesículas, que envían las glucoproteínas a sus respectivos destinos. En el transporte vesicular (*dibujo inferior*) las cisternas no se mueven. Antes bien, las glucoproteínas van transportándose de un compartimento al siguiente mediante vesículas formadas por la membrana del borde de la cisterna. Hasta hace poco, la progresión de las cisternas era la hipótesis más ampliamente aceptada. El salto de las proteínas de un dictiosoma a otro, sin embargo, no encaja con la progresión de las cisternas; resulta más probable que las glucoproteínas se desplacen a lo largo del dictiosoma en vesículas.

9. GEMACION DE VESICULAS a partir de las cisternas de un sistema in vitro carente de células diseñado por el autor y sus colegas. Cuando se rompe un dictiosoma y se centrifuga, se desprende la nube de vesículas que rodean normalmente las cisternas (*izquierda*). Sin embargo, si a las cisternas desnudas se les añade una mezcla cruda de enzimas citoplasmáticas y del transportador celular de energía ATP, la nube de vesículas se regenera (*derecha*). El laboratorio del autor pretende en la actualidad identificar las enzimas específicas necesarias para generar las vesículas; hallazgos de ese tipo son los que demostraron cómo funcionaba el sistema de transporte de las glucoproteínas en el dictiosoma intacto y en las demás porciones de la célula.

mento *trans* no puede retroceder al compartimento *mediano*.

Dada la facilidad con que se transportan las glucoproteínas del compartimento *mediano* de un dictiosoma al compartimento *trans* de otro, ubicado quizás en un punto apartado del citoplasma, cabe preguntarse por qué se mantienen próximos los compartimentos. Aunque se desconoce la respuesta, sospechamos que la forma apilada responde a que, en algunas células, las vesículas no pueden escapar del dictiosoma, condición necesaria para que salten a otro. Es razonable suponer que cuando la vesícula brota de la membrana de la cisterna, se separa del dictiosoma en un sentido. Sin embargo, esta disociación no desemboca automáticamente en el salto. Para saltar, las vesículas deben separarse del dictiosoma y, además, escapar y viajar hacia otro.

Disociación o escape

En ciertos tipos celulares, el citoplasma está organizado según una malla de fibras. En esas células, las vesículas quizá logren disociarse del dictiosoma, pero no puedan escapar completamente del mismo. Bajo estas condiciones (que quizá prevalezcan en la mayoría de las células) el transporte entre compartimentos muy separados, de resultar factible, sería extremadamente lento; los compartimentos del dictiosoma habrían de quedar muy próximos para permitir el rápido transporte vesicular que, según se sabe, tiene lugar entre ellos. En las células que carecieran de un alto grado de organización citoplasmática, por otro lado, la difusión sería rápida, y las vesículas escaparían automáticamente del dictiosoma una vez se hubieran separado de la membrana de la cisterna; el resultado a esperar sería el salto. Tanto si la vesícula puede escapar finalmente del dictiosoma como si no, la capacidad de disociarse del dictiosoma y seleccionar la membrana diana correcta resulta fundamental para el modelo de transporte vesicular.

La comprensión de los detalles del funcionamiento del sistema de transporte repercutirá indudablemente en la de otras porciones de la célula. Además del transporte de glucoproteínas recién fabricadas desde el retículo endoplasmático hacia su destino final a través del dictiosoma, las vesículas desempeñan un papel fundamental en la endocitosis, el proceso de transporte desde la superficie celular hasta los lisosomas mediante compartimentos intermedios conocidos como endosomas [véase “Así entra y sale de su hospedador un virus animal”, por Kai Simons, Henrik Garoff y Ari Helenius; Investigación y Ciencia, abril de 1982]. En cada una de esas etapas de transporte se plantean las mismas preguntas: ¿qué provoca la formación de una vesícula a partir de una membrana? ¿Cómo identifica cada tipo de vesícula su diana correcta? ¿En virtud de qué la vesícula se fusiona con la membrana correcta de la diana, liberando en ella su carga?

Cabe esperar que en breve plazo se halle la respuesta a algunas de estas cuestiones. Con mis colegas, he desarrollado un sistema de ensayo in vitro en el cual se transportan las proteínas entre cisternas del dictiosoma aisladas de las células. Se trata del primer sistema de transporte vesicular reconstruido fuera de una célula viva, un paso decisivo para esclarecer los mecanismos moleculares subyacentes. El transporte sin células *in vitro* lo lograron por primera vez Fries y el autor en 1980. Recientemente, con William E. Balch y William A. Braell (antiguos becarios postdoctorales de mi laboratorio) y Benjamin S. Glick (estudiante de licenciatura), hemos aplicado ese sistema para determinar las condiciones químicas previas para la formación de vesículas.

Cuando aislamos complejos de Golgi en un gradiente de sacarosa, las vesículas de transporte que normalmente forman una nube alrededor de las cisternas se habían desprendido. Se incubaron entonces los dictiosomas aislados de modo que pudiera reanudarse el transporte entre cisternas, lo que se llevó a cabo introduciendo los dictiosomas en un medio con una mezcla cruda de enzimas citoplasmáticas y ATP, substancia rica en energía. Se obtuvo entonces gran número de nuevas vesículas de transporte, que condujeron correctamente proteínas hacia el siguiente compartimento. A medida que avancen nuestras investigaciones, tomaremos de la mezcla citoplasmática las enzimas necesarias para instar el brote, localizar la diana y fusionarlas con la membrana diana. Debiera entonces poderse determinar qué papel corresponde a cada enzima en el proceso de transporte.

Durante los cinco últimos años ha progresado notablemente el estudio de la estructura y funcionamiento del aparato de Golgi. Gracias a los trabajos fundamentales de décadas de 1960 y 1970 se ha establecido firmemente que el aparato de Golgi presenta tres compartimentos funcionales, y que ciertas vesículas con un gran poder de discriminación transportan glucoproteínas a través de los compartimentos siguiendo un proceso ordenado. El interés se centra hoy en las propias vesículas; en los años venideros los biólogos celulares conocerán sin duda mucho mejor esos perspicaces transportadores. Puesto que el acarreo por medio de vesículas es de gran importancia en muchos aspectos celulares, quizá se logren descubrimientos fundamentales en el campo del crecimiento y división celulares a partir de los trabajos que se anuncian sobre la organización en compartimentos del aparato de Golgi.

Catalizadores bimetálicos

La velocidad de las reacciones químicas se controla variando la composición de minúsculos racimos de átomos metálicos. Tales racimos se emplean ahora en el refinado del petróleo, aunque pueden tener múltiples aplicaciones más

John H. Sinfelt

El químico inglés Sir Humphrey Davy descubrió en 1817 una propiedad notable del platino. Comprobó que, en presencia de este metal, el oxígeno reaccionaba fácilmente, con frecuencia de forma explosiva, con otros gases: hidrógeno, monóxido de carbono y diversos hidrocarburos volátiles. Estas reacciones se desarrollan aunque la temperatura inicial de los gases y el platino sea mucho más baja de la requerida para su ignición en ausencia del último. Las reacciones de combustión inducidas por el platino, de las que resultan agua y dióxido de carbono como productos, no consumen el platino. El trabajo de Davy proporcionó un ejemplo del fenómeno de catálisis, término propuesto en 1836 por el químico sueco Jöns Jakob Berzelius, que significa desatar o soltar, en griego. Aunque Berzelius se dio cuenta de la importancia de los fenómenos de catálisis en química, el desconocimiento de los principios fundamentales en que se basan supuso un obstáculo al progreso durante muchos años. Alrededor de 1900 se produjo un considerable avance cuando el químico alemán Wilhelm Ostwald propuso que a lo único que afecta el catalizador era a la velocidad de la reacción química. Cualquier reacción química que ocurra en presencia de un catalizador debe poder darse también en ausencia del mismo, aunque con una velocidad de reacción más lenta.

La intuición de Ostwald preparó el camino hacia amplias investigaciones y aplicaciones de los fenómenos catalíticos. Hoy en día los procesos de catálisis proporcionan la técnica básica para la producción de múltiples sustancias de interés vital, que van desde los fertilizantes hasta las fibras sintéticas y los derivados del petróleo, como gasolina y combustible para calefacción. Los trabajos que hemos realizado mis colegas y yo en los laboratorios de investigación de la compañía Exxon en las dos últimas décadas han contribuido a estas aplicaciones y a una mejor comprensión de la catálisis. Hemos centrado nuestros esfuerzos en los catalizadores bimetálicos (catalizadores constituidos por dos metales). Hemos descubierto que en aquellas situaciones en que a una molécula se le ofrecen varias reacciones diferentes en que puede intervenir, los catalizadores bimetálicos suelen eliminar las reacciones que no interesan y favorecen al máximo la deseada. También hemos comprobado que dos elementos metálicos pueden formar un catalizador bimetálico eficaz, incluso cuando son incapaces de mezclarse para constituir una aleación. Finalmente hemos hallado una nueva clase de catalizadores que contienen racimos bimetálicos. Estos racimos suelen adquirir un tamaño de 10 a 50 angstrom (un angstrom es la diez mil millonésima parte de un metro).

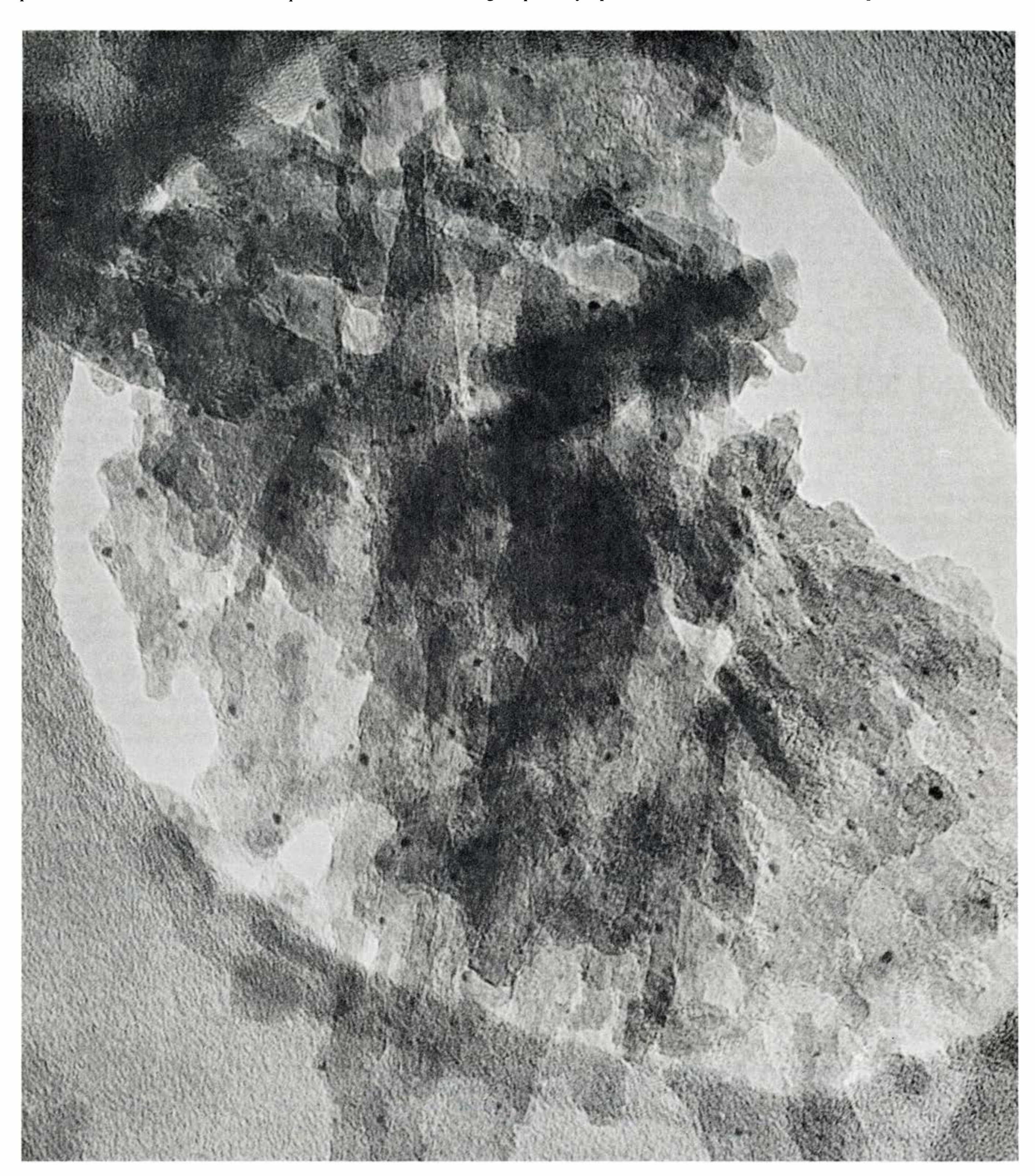
Los racimos bimetálicos han causado gran revuelo en el refinado del petróleo. Hemos establecido que un catalizador que contiene racimos de platino-iridio proporciona una velocidad más alta de formación de componentes de la gasolina de alto número de octano (hidrocarburos aromáticos, como tolueno y xileno) que la que se obtenía antes, con la utilización de catalizadores con racimos de platino puro. Cuanto más alto es el número de octano de la gasolina, mayor es su resistencia a producir la detonación en el motor de combustión interna. Dicha detonación obstruye la combustión suave del combustible y, en consecuencia, rebaja la potencia que proporciona el motor. El aumento en la proporción de hidrocarburos aromáticos en la gasolina viene a constituir una alternativa a la utilización de plomotetraetilo, con el fin de obtener un alto número de octano. Nuestros catalizadores bimetálicos, solos o en combinación con otros catalizadores, han sido la clave para hacer factibles las gasolinas "bajas en plomo" y "desprovistas de plomo".

A lo largo de nuestro trabajo hemos utilizado una forma de catálisis que se conoce como catálisis heterogénea, en la que las moléculas que reaccionan se hallan presentes en una fase diferente de aquella en que se encuentra el catalizador. (En la catálisis homogénea, en cambio, el catalizador y las moléculas de los reaccionantes están en la misma fase, que suele ser una disolución líquida.) En una situación típica de catálisis heterogénea, la fase fluida (frecuentemente un gas) fluye a través de un lecho o capa de partículas de catalizador. Un tipo de catalizador de amplia utilización consiste en partículas de un material poroso, que se conoce como portador, en el que están embebidos los racimos metálicos submicroscópicos. Dependiente de su aplicación, las partículas pueden variar en tamaño entre un par de décimas de milímetro y varios milímetros. El material que constituye la mayor parte de las partículas suele ser un óxido, como alúmina (Al_2O_3) o sílice (SiO_2), que presenta una red de poros. Los poros tienen un diámetro promedio de unos 100 angstrom. Los racimos metálicos se hallan en las paredes de los poros y, por tanto, deben ser menores que éstos.

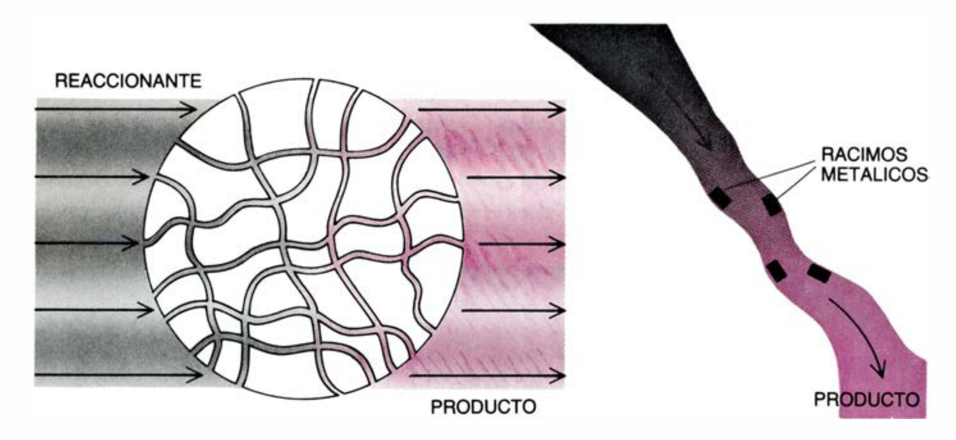
A medida que el gas fluye por la capa de catalizador, las moléculas de los reaccionantes se difunden dentro de los poros de las partículas y se adsorben en la superficie de los racimos metálicos. En la quimiosorción, o adsorción química de una molécula de reaccionante en el racimo metálico, se forma un enlace químico entre la molécula y un centro en la superficie. El centro puede constar de un solo átomo o de un conjunto de ellos. Cuando está implicado un conjunto de átomos, éstos pueden ser todos de un mismo elemento, como ocurre con un racimo de metal puro. Pero el conjunto también

podría estar constituido por más de un tipo de átomo, como sucede en el caso de un racimo bimetálico, por ejemplo. El proceso de quimiosorción genera un compuesto de superficie.

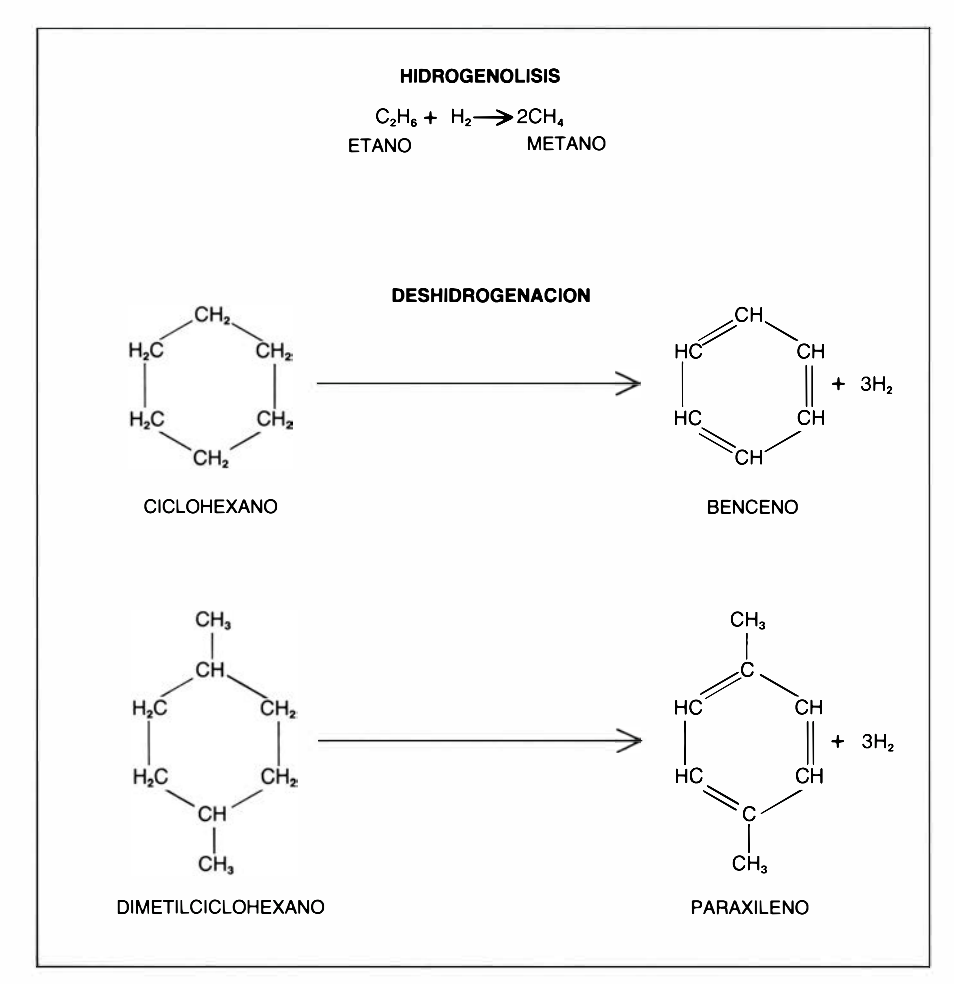
A continuación, el compuesto de superficie sufre transformaciones químicas sobre los racimos para dar moléculas de una especie química distinta, que luego se desorben (es el proceso de adsorción a la inversa). Las moléculas del producto se difunden después por la red de poros al exterior, pasando a la corriente de gas que fluye por el espacio vacío situado entre las partículas. La desorción de la molécula de producto del racimo metálico deja libre un centro, para que pueda participar otra vez en la reacción con una nueva molécula. Así, los centros activos del catalizador se usan repetidamente en la



1. APARECEN RACIMOS DE PLATINO-IRIDIO en forma de puntos negros en una microfotografía electrónica de un catalizador en que los racimos están dispersos en los gránulos de un óxido de aluminio altamente poroso. Los racimos se utilizan en la producción de hidrocarburos aromáticos (moléculas anulares) que inhiben el "petardeo" en los motores de combustión interna, a partir de compuestos petroquímicos. Cada racimo constituye un catalizador bimetálico, un agente compuesto por dos metales que facilita las reacciones químicas. Los racimos miden unos 10 angstrom (una unidad angstrom es la diez mil millonésima parte del metro). La región clara en forma de huevo del centro de la microfotografía electrónica es un orificio en el soporte en que se apoyó la muestra.



2. EL GRANULO PERMEABLE (*a la izquierda*) **contiene una red de poros representados por las líneas que se cortan. Los racimos metálicos se hallan en las paredes de los poros** (*esquema de la derecha*). **Las moléculas se difunden a través de los poros, donde se adhieren a la superficie de los racimos. Después, las moléculas adsorbidas sufren transformaciones químicas sobre los racimos para producir moléculas de diferentes especies químicas. Las moléculas del producto químico se difunden para salir fuera a través de los poros. Como los racimos no se consumen en el proceso, se pueden utilizar para muchas transformaciones químicas.**



3. LAS REACCIONES DE LOS HIDROCARBUROS son importantes tanto para la caracterización de los catalizadores metálicos y bimetálicos, como en la fabricación de productos derivados del petróleo. Una transformación química de este tipo la tenemos en la hidrogenolisis de los hidrocarburos (*reacción esquematizada arriba*). **En esta clase de reacciones se rompen los enlaces carbono-carbono de los hidrocarburos y el hidrógeno se incorpora en la formación de nuevos hidrocarburos. Tenemos un ejemplo de ello en la reacción entre etano e hidrógeno, que produce metano. Otra importante clase de reacciones es la constituida por la deshidrogenación de hidrocarburos** (*centro y abajo*), **que consiste en romper enlaces carbono-hidrógeno y eliminar hidrógeno. Un ejemplo de esta clase de reacción lo constituye la deshidrogenación del ciclohexano a benceno e hidrógeno. Las velocidades de reacción tanto para la hidrogenolisis del etano como para la deshidrogenación del ciclohexano, dependen de la composición del catalizador utilizado. Las dos reacciones sirven, por tanto, como pruebas químicas útiles. La deshidrogenación también se emplea en la producción de hidrocarburos aromáticos (como paraxileno), con excelentes propiedades relativas a evitar el petardeo.**

reacción. La composición de la corriente de gas cambia según pasa por la capa de catalizador, a medida que el gas se queda sin moléculas del reaccionante y se enriquece en moléculas del producto. A la actuación del catalizador, facilitando la transformación química, se la denomina actividad del mismo.

Para llegar a una buena comprensión de los factores generales que influyen sobre las actividades catalíticas de los metales, se puede estudiar una reacción sobre una serie de metales. Un buen ejemplo es el que proporciona la comparación de las actividades catalíticas de metales en la hidrogenolisis de los hidrocarburos. Esta reacción consiste en la rotura de enlaces carbono-carbono de los hidrocarburos y la adición de hidrógeno, para formar nuevos hidrocarburos. El caso más sencillo es la reacción entre una molécula de etano (C_2H_6) y otra de hidrógeno (H_2) para constituir dos moléculas de metano (CH_4). Sir Hugh Taylor y sus colegas, de la Universidad de Princeton, investigaron en un principio esta reacción sobre catalizadores de níquel, cobalto y hierro. En los laboratorios Exxon hemos ampliado el trabajo a otros metales y hemos observado variaciones espectaculares en sus niveles de actividad.

Nuestra investigación acerca de las actividades de los catalizadores metálicos en la hidrogenolisis proporcionó una buena base para los estudios de selectividad de los catalizadores bimetálicos. La tabla periódica de los elementos nos sirvió de marco. Los elementos están dispuestos en la tabla periódica en columnas verticales, que se llaman grupos, y en filas horizontales, que se llaman períodos. Los elementos de un grupo dado tienden a mostrar un comportamiento químico similar, mientras que los que están en un período dado exhiben una variación sistemática de sus propiedades a lo largo del período. Resulta instructivo considerar cómo varía la actividad en la hidrogenolisis de un metal a otro dentro de un período.

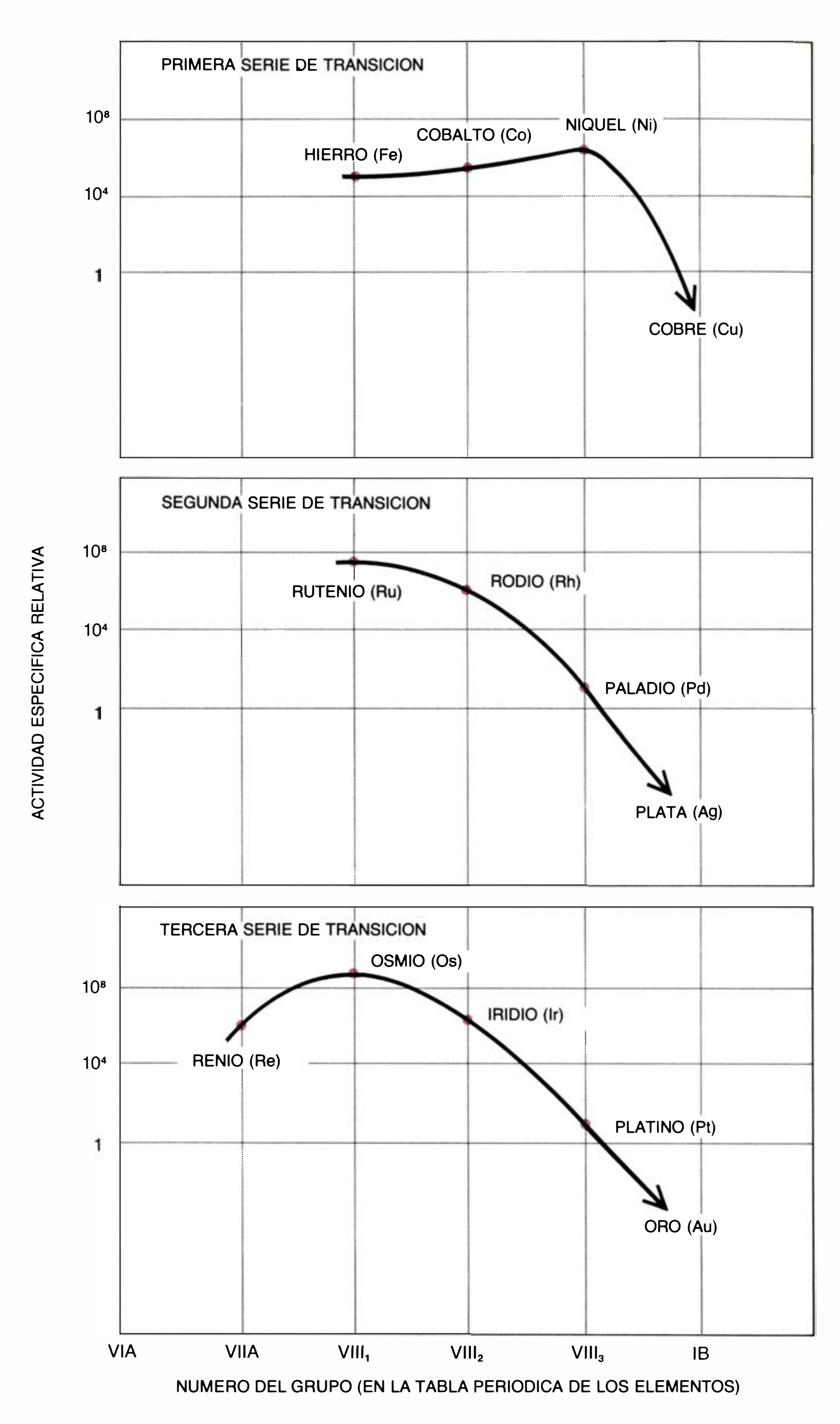
Medimos las actividades de los metales de tres períodos que incluían la primera, segunda y tercera series de transición, centrando nuestra atención en los metales desde el grupo VIIA hasta los del grupo IB, pasando por los del grupo VIII. Puesto que el grupo VIII tiene tres subgrupos, que son el $VIII_1$, el $VIII_2$ y el $VIII_3$, cada una de las series de transición albergará tres metales dentro de este grupo. Obtuvi-

mos el conjunto de datos más completo acerca de las actividades hidrogenolíticas para los metales de la tercera serie de transición. En esta serie, el osmio, un miembro del subgrupo VIII$_1$, tiene la actividad más alta. La actividad del platino, elemento del subgrupo VIII$_3$, es ocho órdenes de magnitud más baja que la actividad del osmio; la actividad del iridio, miembro del subgrupo VIII$_2$, se halla entre ambos extremos. No se dispone de datos precisos sobre la actividad del oro, el metal del grupo IB que sigue inmediatamente al platino en esta serie. Pero se sabe que el oro es, en general, mucho menos activo que el platino para las reacciones de hidrogenolisis de hidrocarburos.

En la segunda serie de transición encontramos una variación similar de actividad al pasar desde el rutenio, por el paladio (miembros del grupo VIII), a la plata (grupo IB). La pauta de variación en la primera serie, sin embargo, resultó diferente de la observada en las series segunda y tercera. Comprobamos que la actividad del níquel, miembro del subgrupo VIII$_3$, era más alta que la del hierro, que es un miembro del subgrupo VIII$_1$. La actividad del cobre (metal del grupo IB que sigue al níquel) era, no obstante, mucho más baja que la del níquel. Este resultado está de acuerdo con la pauta de las otras dos series.

Se logra una comprensión cualitativa de la pauta de variación si se tiene en cuenta el principio que relaciona la actividad catalítica con la facilidad con que una molécula de reaccionante se une al catalizador (quimiosorción) y con la fuerza del enlace de quimiosorción. La actividad catalítica alcanza un máximo cuando la molécula de reaccionante se adsorbe rápidamente, pero su enlace con el catalizador es sólo moderadamente fuerte. Si el enlace de quimiosorción es demasiado fuerte, la molécula adsorbida no llevará a cabo la reacción. Incluso en el caso de que la reacción tenga lugar, el producto no se desorberá fácilmente de la superficie. Los metales que presentan estas cualidades incluyen la mayor parte de los miembros de los grupos VIA y VIIA (como manganeso, cromo y tungsteno) que preceden inmediatamente a los metales del grupo VIII en la tabla periódica.

Un enlace demasiado débil puede también frustrar la catálisis. Los metales que suelen presentar esta cualidad incluyen todos los miembros del grupo IB (cobre, plata y oro). La quimiosorción puede también desarrollarse con excesiva lentitud. Como los metales del



VIIA	VIII			IB
PRIMERA SERIE DE TRANSICION				
Mn	Fe	Co	Ni	Cu
SEGUNDA SERIE DE TRANSICION				
Tc	Ru	Rh	Pd	Ag
TERCERA SERIE DE TRANSICION				
Re	Os	Ir	Pt	Au

4. ESPECIFICIDAD CATALITICA, puesta nítidamente de manifiesto a través del amplio margen que presentan los catalizadores metálicos con respecto a su capacidad para estimular la hidrogenolisis del etano a metano. Cada gráfica corresponde a una de las tres series de transición de la tabla periódica de los elementos (*a la izquierda*). Los ejes horizontales de las gráficas indican las posiciones relativas de los elementos en la serie de transición. Los ejes verticales denotan la actividad específica de cada elemento con respecto a los otros. Los datos muestran que las actividades de los metales del grupo IB (cobre y plata) son inferiores en varios órdenes de magnitud a las de metales del grupo VIII, integrado por los elementos níquel, rutenio, rodio, iridio y osmio.

grupo VIII adsorben las moléculas rápidamente y permiten que ocurra la reacción, revisten particular interés para la catálisis.

Después de completar nuestra investigación de la hidrogenolisis del etano sobre metales, comenzamos a examinar la selectividad de catalizadores bimetálicos. Estudiamos las actividades hidrogenolíticas de catalizadores bimetálicos consistentes en un metal altamente activo del grupo VIII, en combinación con un metal del grupo inactivo IB. Para determinar si el efecto de un metal del grupo IB sobre la actividad catalítica de un metal del grupo VIII dependía del tipo de reacción, incluimos en la investigación un segundo tipo de reacción: la deshidrogenación de hidrocarburos. En contraste con la hidrogenolisis, esta reacción consiste en la rotura de enlaces carbono-hidrógeno en los hidrocarburos y la eliminación de hidrógeno, proceso que conduce a la formación de otros hidrocarburos. Consideramos en concreto la deshidrogenación del ciclohexano (C_6H_{12}), que produce una molécula de benceno (C_6H_6) y tres moléculas de hidrógeno por cada molécula de ciclohexano.

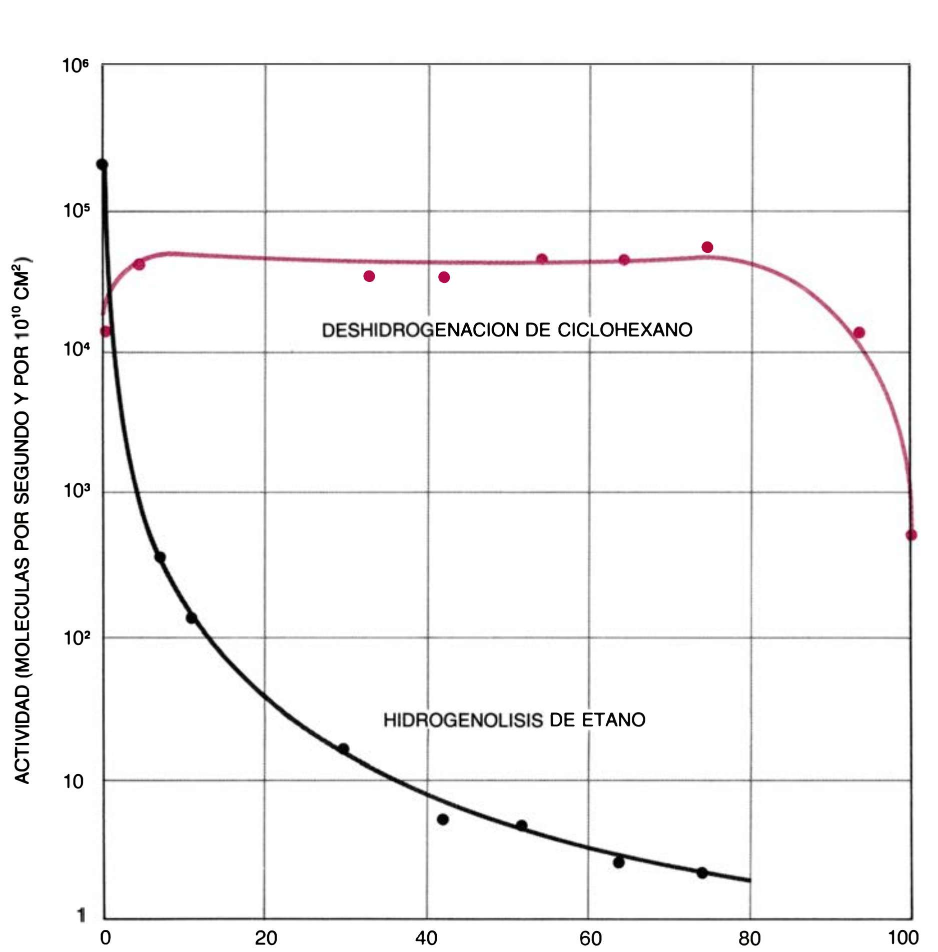
El primer sistema bimetálico que investigamos fue níquel-cobre. El níquel y el cobre se mezclan entre sí para formar aleaciones. Investigamos la actividad catalítica de una serie de aleaciones níquel-cobre de distinta composición, a 316 grados Celsius. Estas aleaciones, en contraste con los racimos, no eran sustancias de una gran área superficial. Más bien tenían la forma de polvos metálicos en los que aproximadamente un átomo de cada mil era superficial.

Antes de entrar en la consideración de las actividades de las aleaciones de níquel-cobre en las reacciones de hidrogenolisis y deshidrogenación, es importante que nos demos cuenta de que la composición superficial de la aleación de níquel-cobre es la composición de la totalidad de la aleación. El cobre tiende a concentrarse considerablemente en la superficie de las aleaciones de níquel-cobre. Incluso una aleación de níquel-cobre que contenga sólo una pequeña proporción de cobre ofrecerá en su superficie una gran abundancia relativa de átomos de cobre.

El efecto del cobre sobre la actividad del níquel en la hidrogenolisis del etano difiere de su efecto sobre la actividad en la deshidrogenación del ciclohexano. La actividad hidrogenolítica de catalizadores en que los átomos de cobre sólo representan el 5 por ciento del número total de átomos, es mil veces menor que la actividad del níquel puro. A medida que aumentamos la proporción de cobre, la actividad hidrogenolítica descendió continuamente. En contraposición, la actividad del níquel en la deshidrogenación de ciclohexano se ve afectada muy poco en un amplio margen de composición, y de hecho aumentó cuando añadimos los primeros incrementos de cobre al níquel. Sólo cuando la composición del catalizador se aproximó a cobre puro pudimos observar una clara disminución en la actividad de deshidrogenación.

Encontramos otro ejemplo de selectividad con catalizadores de rutenio-cobre. En rutenio puro, el ciclohexano se deshidrogena para dar benceno, pero también sufre una amplia hidrogenolisis para dar moléculas de pequeños alcanos, como metano. La incorporación de cobre al rutenio inhibe la reacción de hidrogenolisis, mientras permite que ocurra la de deshidrogenación. La selectividad de la conversión de ciclohexano en benceno mejora, por tanto, notablemente. Reviste especial interés el catalizador de rutenio-cobre, porque los átomos de cobre no se entremezclan en la masa de los átomos de rutenio, sino que se sitúan encima de la capa superficial de rutenio. En la zona interfacial hay enlaces rutenio-cobre.

La presencia de cobre puede influir, por tanto, en la selectividad de un metal del grupo VIII, se mezcle o no el cobre con el metal. Mis colegas y yo también observamos la inhibición selectiva de la actividad hidrogenolítica de los metales del grupo VIII, cuando sustituimos el cobre por oro o plata. En general encontramos que un metal del grupo IB suprime la actividad hidrogenolítica de un metal del grupo VIII y mejora su selectividad para catalizar



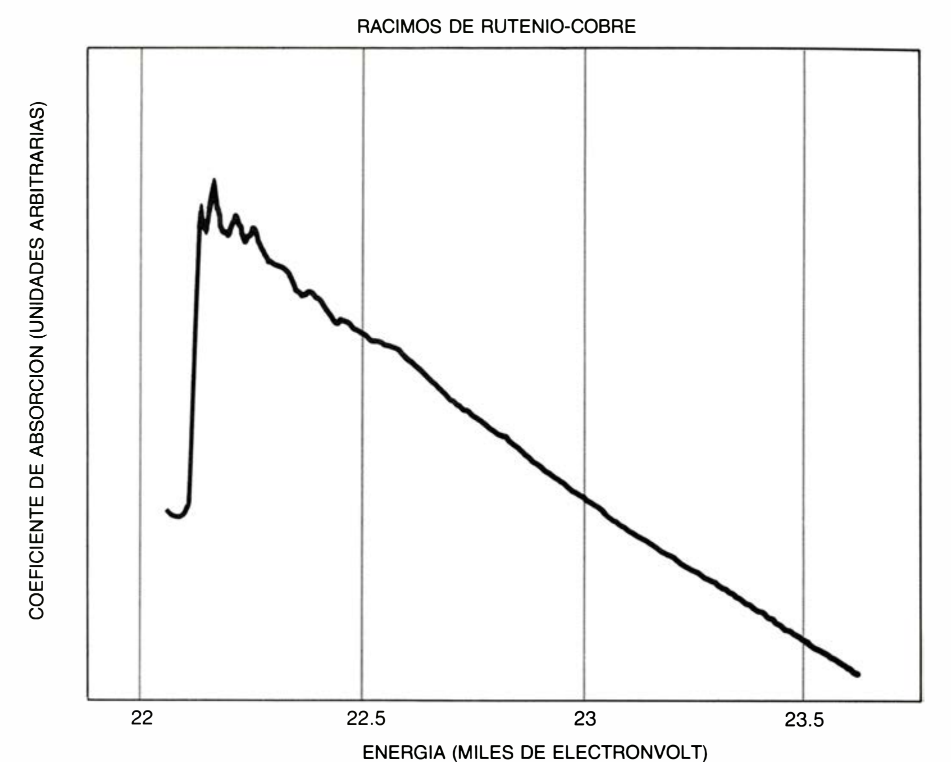
5. CATALIZADORES BIMETALICOS compuestos por níquel (metal del grupo VIII) y cobre (metal del grupo IB) en variadas proporciones. Ejercen efectos distintos sobre las velocidades de hidrogenación e hidrogenolisis. (Comparado con el níquel, el cobre es un catalizador poco eficaz para cualquiera de las dos reacciones.) El eje horizontal indica el porcentaje de átomos de cobre en los catalizadores de níquel-cobre. El eje vertical muestra la actividad de los catalizadores. La deshidrogenación de ciclohexano (*curva en color*) sólo se ve influida ligeramente por la adición de cobre al níquel, hasta que el cobre constituye el 80 por ciento del catalizador. La hidrogenolisis del etano (*curva en negro*), en cambio, disminuye rápidamente al crecer la proporción de cobre en el racimo. Un metal del grupo IB, como el cobre, suprime generalmente la actividad hidrogenolítica de un metal del grupo VIII; su influencia sobre la actividad de deshidrogenación es mucho menor. Puede elevarse la selectividad para la deshidrogenación a costa de las reacciones competidoras.

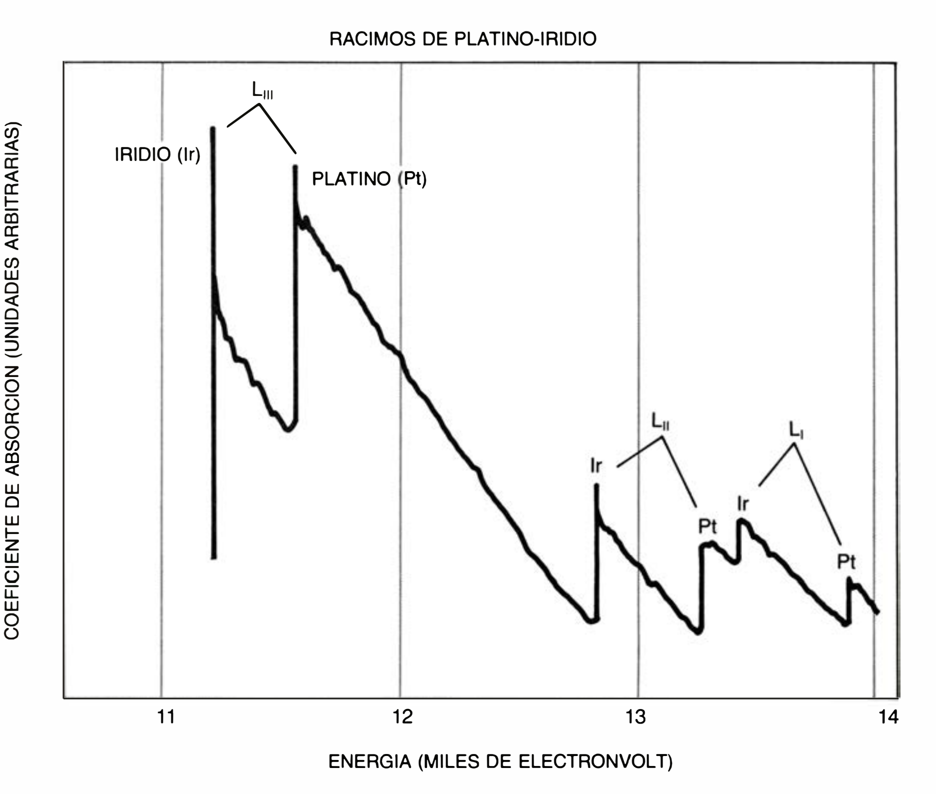
reacciones como la deshidrogenación y la isomerización de hidrocarburos. Los hallazgos reseñados por un grupo de investigadores dirigidos por W.M.H. Sachtler y V. Ponec, en Holanda, han corroborado nuestro trabajo.

Mis colegas y yo obtuvimos también resultados significativos en la parte de nuestra investigación dedicada a la preparación y caracterización de racimos bimetálicos. Al abordar este problema sopesamos la posibilidad de preparar cristalitos muy pequeños de aleación. Como los pares de elementos metálicos que no se entremezclan pueden presentar, no obstante, interacciones significativas en la catálisis, no nos pareció apropiado utilizar el término catalizadores en aleación, al referirnos a los catalizadores bimetálicos en general. Parecía preferible el término de agregados bimetálicos al de aleaciones. Después de trabajar algún tiempo en la técnica de dispersión de los agregados bimetálicos sobre portadores, introduje el término de racimos bimetálicos (*bimetallic clusters*). Los racimos tienen un tamaño típico entre 10 y 50 angstrom. A veces son tan pequeños que casi todos los átomos del racimo son átomos superficiales.

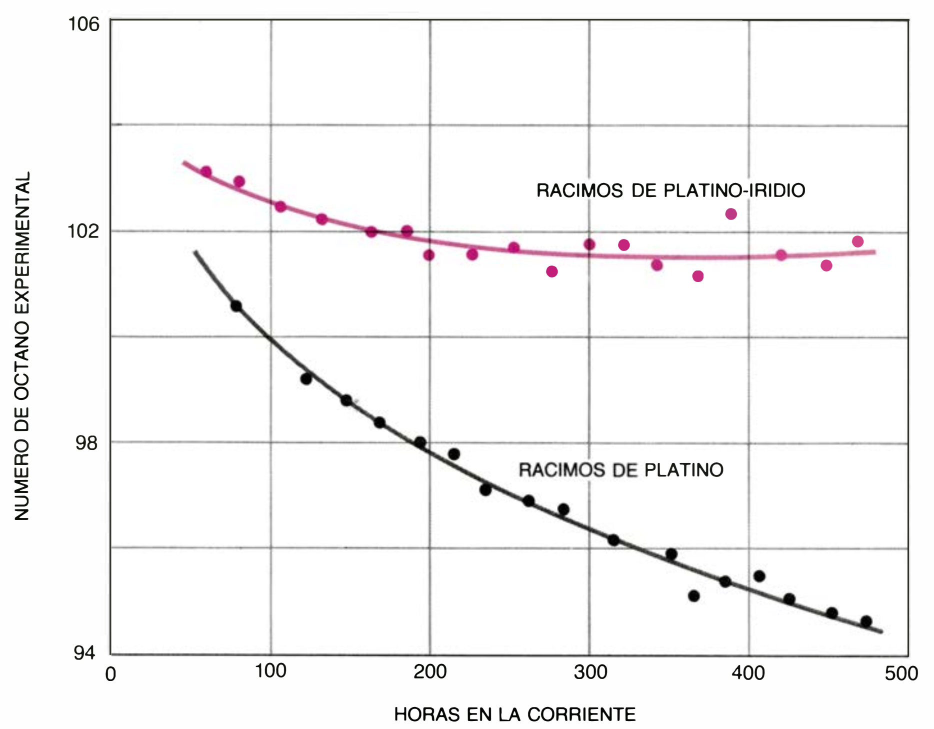
Preparamos primero racimos de rutenio-cobre. Mojamos sílice en una disolución acuosa de sales de rutenio y cobre. Conseguimos racimos de rutenio-cobre sobre sílice secando el material resultante y tratándolo con hidrógeno a elevadas temperaturas (400 a 600 grados Celsius).

Cuando iniciamos nuestro trabajo, a comienzos de los años 60, buscábamos algún indicio de que producíamos verdaderos racimos bimetálicos, y no racimos monometálicos de rutenio y cobre puros. Por entonces la capacidad de los métodos físicos para proporcionar información estructural acerca de tales sistemas limitaba la verificación experimental directa de la presencia de esos racimos bimetálicos. Para lograr una prueba de las interacciones entre los dos componentes metálicos, aprovechamos el trabajo que habíamos realizado con anterioridad sobre catalizadores bimetálicos preparados sin portador. La hidrogenolisis de etano a metano resultó ser una prueba química ideal para los racimos, porque la adición de un metal del grupo IB a un metal del grupo VIII suprime la actividad hidrogenolítica del metal del grupo VIII. La ausencia de tal supresión habría sugerido que los dos elementos metálicos no habían formado un racimo bimetálico. Encontramos indicios válidos de que existía interacción, no





6. ESPECTROSCOPIA DE ABSORCION DE RAYOS X, útil para la caracterización de los racimos. Un haz de rayos X se dirige al catalizador que se quiere ensayar. Cuando la energía del haz de rayos X adquiere magnitud suficiente para soltar un electrón del átomo, se produce un súbito incremento en la absorción de los rayos X. Un nivel de energía así (llamado pico de absorción) es característico de cada elemento. Los racimos de rutenio-cobre (*ilustración superior*) presentan un pico de absorción a una energía ligeramente superior a 22.000 electronvolt. Por lo general, los elementos poseen una serie de picos de absorción. La gráfica para los racimos de platino-iridio (*ilustración inferior*) presenta seis picos de absorción que se encuentran entre 11.000 y 14.000 electronvolt. Para energías de rayos X superiores a las que corresponden a los picos de absorción, el coeficiente de absorción fluctúa. El análisis de las fluctuaciones características de los racimos de rutenio-cobre indica que de hecho se forman los racimos bimétalicos y no los monometálicos de cada elemento solo. En el caso del platino-iridio las fluctuaciones que siguen a un pico de absorción de los llamados L (como el L_{III}) indican que los racimos son mezclas no uniformes de átomos de platino e iridio.



7. RACIMOS DE PLATINO-IRIDIO. Son más eficaces que los racimos de platino en la producción de componentes de la gasolina que tienen un número de octano alto. Después de varios cientos de horas de uso (horas en la corriente) los racimos de platino-iridio (*curva en color*) proporcionan un producto con número de octano significativamente más alto que el obtenido con un catalizador de platino (*curva en negro*). El rendimiento de los racimos de platino baja al cabo del tiempo. La comparación que se muestra se realizó a una temperatura de 487 grados Celsius y a una presión de 14,6 atmósferas. (Ilustración de Andrew Christie.)

sólo entre el rutenio y el cobre, sino también entre otros metales de los grupos VIII y IB.

En estos últimos años, los avances de la espectroscopía de absorción de rayos X han aportado a los investigadores una sonda física muy valiosa para obtener información acerca de las estructuras de los racimos bimetálicos. El conocimiento conseguido ha venido a completar el logrado por medio de las pruebas químicas. Cuando se expone una muestra del material a un haz de rayos X, la proporción en que se absorben los rayos X depende del espesor de la muestra y de la energía de los rayos X. La absorción tiene lugar cuando una radiación de rayos X excita un electrón de un átomo que la absorbe, de un estado de baja energía a un estado de alta energía. Si la energía de los rayos X es suficientemente elevada expulsará el electrón (conocido como electrón óptico) del átomo. A una energía de los rayos X de esa magnitud se produce un aumento muy abrupto en la absorción, lo que genera un pico de absorción. Cuando la energía de los rayos X excede la energía requerida para la expulsión del electrón en un estado dado del átomo, los electrones ópticos conservan el exceso de energía en forma de energía cinética.

A medida que se incrementa la energía de los rayos X por encima del umbral requerido para producir electrones ópticos, la energía cinética de estos electrones crece y la absorción de los rayos X desciende. El descenso en la absorción persiste hasta que la energía de los rayos X llega a ser lo bastante alta como para excitar los electrones del siguiente estado inferior de energía característico de los átomos del material de la muestra. A esa energía de los rayos X se observa otro pico de absorción. A medida que la energía de los rayos X aumenta más allá del valor que corresponde al pico de absorción, ésta disminuye de nuevo.

Pero no disminuye suavemente en la región que sigue al pico de absorción, cuando aumenta la energía de los rayos X: los efectos de dispersión de los electrones ópticos dan origen a fluctuaciones. El análisis de la estructura fina de esta absorción ampliada de rayos X proporciona una medida, tanto de las distancias que median entre los átomos constitutivos, como del número de átomos vecinos de un tipo particular que rodean al átomo que absorbe.

Como los estudios de absorción de rayos X parecían ofrecer un procedimiento prometedor para la investigación de los catalizadores bimetálicos, a mediados de los años 70 colaboré en una serie de estudios de este tipo con Garyson H. Via y Farrell W. Lytle. Trabajando en el laboratorio de radiación de sincrotrón de Stanford, conseguimos pruebas muy claras que corroboraban la presencia de racimos bimetálicos de rutenio-cobre y de osmio-cobre en los catalizadores con soporte de sílice, que contenían bajas concentraciones de estos elementos. Al analizar la estructura fina asociada a los picos de absorción de cobre, rutenio y osmio, encontramos que los átomos de cobre se ligan de manera generalizada a los átomos de rutenio y osmio, así como a otros átomos de cobre. Por otra parte, los átomos de rutenio y osmio tienen muy pocos átomos de cobre vecinos con respecto a los que tienen de su propia clase. Estos resultados están de acuerdo con los obtenidos en otros experimentos con pruebas químicas: por lo que parece, un racimo consta de un núcleo formado por átomos de rutenio u osmio, rodeado de una capa superficial de átomos de cobre.

La espectroscopía de absorción de rayos X también resultó útil en nuestra investigación de los racimos de platino-iridio. Trabajamos con estos racimos porque estábamos interesados en sustituir por ellos los racimos de platino que se utilizaron originalmente en la producción de componentes de gasolina de alto número de octano.

El análisis de la estructura fina de la absorción ampliada de rayos X revela falta de homogeneidad entre los racimos de platino-iridio. Hay que concluir o bien que la proporción entre platino e iridio varía de un racimo a otro, o bien que pueden existir regiones ricas en platino y ricas en iridio dentro de un racimo metálico dado. Las consideraciones referentes a la energía superficial apoyan la segunda de estas interpretaciones. Como el platino debería tener una energía superficial inferior a la del iridio, mis colegas y yo sugerimos que debía existir en la superficie una región rica en platino. El núcleo central del racimo debía estar formado entonces por una región rica en iridio, de modo que debía haber un gradiente de composición del interior al exterior del racimo.

De acuerdo con la teoría de que el platino se concentra en la superficie de los racimos de platino-iridio, cabía esperar que el platino y el iridio se segregasen cada vez más uno del otro, a medida que los racimos se hiciesen más pequeños y aumentase la relación de átomos superficiales a átomos totales. Cuando la relación alcance el valor un medio para racimos que contengan un 50 por ciento de platino y de iridio, por ejemplo, es de suponer que todo el platino esté en la superficie y todo el iridio

en el interior. Cuando la relación se acerque a la unidad, no cabe una segregación completa, si los racimos son esferas. Pero tal segregación sería posible si los racimos tuviesen una configuración más o menos bidimensional. Entonces el perímetro de una zona central de iridio o rica en iridio podría estar festoneada de átomos de platino.

Los racimos de platino-iridio proporcionan un mejor rendimiento en el reformaje del petróleo que los de platino. El reformaje es un proceso en el que ciertos hidrocarburos se convierten en hidrocarburos de alto número de octano. El rendimiento del platino desciende sustancialmente con el uso, porque residuos carbonáceos, que son productos secundarios característicos de los procesos petrolíferos a altas temperaturas, ensucian la superficie de los racimos. La acumulación de estos residuos en los racimos de platino-iridio es menor que la que se produce en los de platino. Una de las razones de que ocurra así estriba en que el iridio es mucho más activo que el platino en la hidrogenolisis de los residuos o de los precursores de los residuos y, por ello, limita su formación.

No obstante, el aumento en la hidrogenolisis puede conducir también a velocidades más altas de conversión de hidrocarburos en productos ligeros gaseosos. Un catalizador que contenga sólo iridio aumenta el rendimiento en estos productos de escaso valor. En el caso de los catalizadores de platino-iridio, sin embargo, la interacción entre el platino y el iridio modera la actividad hidrogenolítica del último. Bajo las condiciones que se utilizan en el reformaje (temperaturas cercanas a los 500 grados Celsius y presiones de 15 a 30 atmósferas), la inclusión del iridio junto con el platino aumenta la producción de componentes valiosos de la gasolina, casi en la misma proporción que aumenta la fabricación de productos ligeros gaseosos. Se consigue, pues, a gran velocidad, una distribución satisfactoria en los productos de reacción.

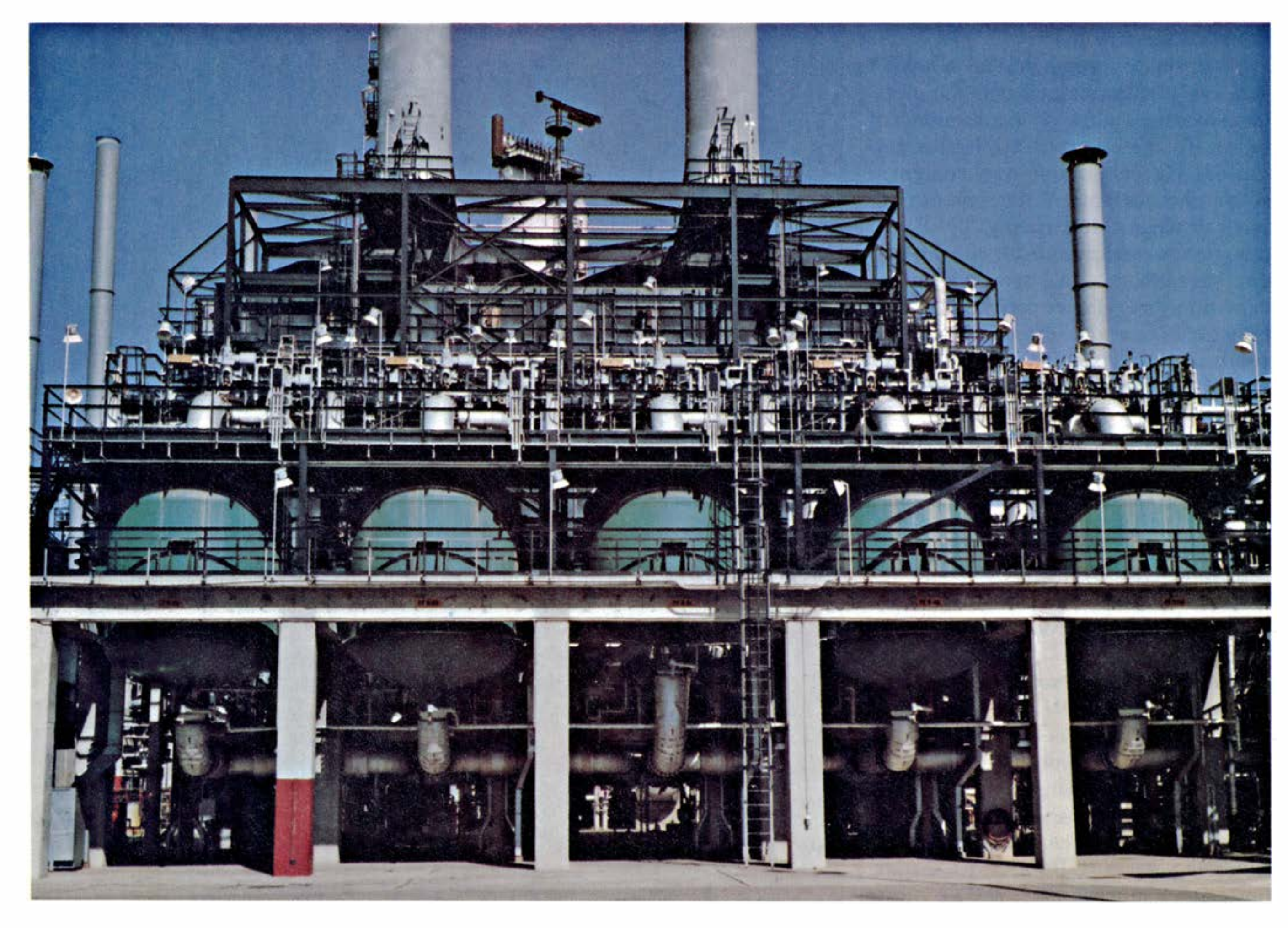
Desde los días de su primera aplicación comercial en 1971, el catalizador de platino-iridio se ha utilizado en muchas unidades de reformaje en todo el mundo. En las primeras etapas del trabajo recibí inapreciable ayuda de dos colaboradores muy capacitados: James L. Carte y Allen E. Barnett. En etapas posteriores muchas personas de otras divisiones de Exxon contribuyeron a la comercialización del catalizador, que también se ha utilizado por otras compañías, bajo licencia de Exxon.

Mis colegas y yo hemos combinado nuestro catalizador con otros catalizadores de reformaje que consisten en platino y renio sobre un soporte de alúmina. A Chevron Corporation se debe el desarrollo de este catalizador. La combinación de platino-renio difiere de los otros tipos de catalizadores bimetálicos, examinados más arriba, en que el renio es un elemento metálico del grupo VIIA de la tabla periódica. Los catalizadores de platino-renio son particularmente eficaces en la conversión selectiva de cicloalcanos (anillos de hidrocarburo saturado) en hidrocarburos aromáticos (anillos de hidrocarburos no saturados), mientras que los catalizadores de platino-iridio son muy eficaces para la conversión de alcanos no cíclicos en aromáticos. Un anillo de hidrocarburo no saturado contiene menos hidrógeno que un anillo de hidrocarburo saturado.

Como la aromatización, o formación, de cicloalcanos ocurre con mucha mayor facilidad que la aromatización de alcanos no cíclicos, el sistema de reformaje se descompone, por conveniencia, en dos regiones distintas. La aromatización de ciclohexanos se produce principalmente en la primera región, mientras que la aromatización de los alcanos no cíclicos tiene lugar sobre todo en la segunda. En consecuencia, se puede emplear un catalizador de platino-rutenio en la primera región y un catalizador de platino-iridio en la segunda. En la práctica, un reformador consiste en un cierto número de reactores en serie. Los reactores iniciales se dotan de catalizadores de platino-renio y los reactores de cola con catalizadores de platino-iridio.

Las refinerías de petróleo que utilizan un sistema de combinación de catalizadores consiguen las ventajas de los dos tipos de catalizador en una sola operación. Cierto número de unidades de reformaje comerciales utilizan sistemas de combinación de catalizadores del tipo descrito aquí. La elección del sistema de catalizador depende de varios factores, que incluyen la actividad del sistema de catalizador y los rendimientos de los distintos productos que se obtienen con él. La importancia relativa de los distintos factores, y por ello el análisis económico, depende de cada aplicación concreta.

La aplicación de los catalizadores bimetálicos en la industria del petróleo se ha extendido mucho. Los catalizadores que se utilizan ahora han demostrado tener un gran rendimiento en refinerías de todo el mundo. La investigación sobre catalizadores bimetálicos continúa. Aunque el trabajo en este área ya se ha dejado sentir en el proceso de reformaje, es muy probable que surjan mejoras en los sistemas existentes gracias a las nuevas investigaciones. Además, las perspectivas de utilización de los racimos bimetálicos en sistemas de reacciones diferentes del reformaje podrían ser excelentes, si se tiene en cuenta que existen muchas combinaciones posibles de elementos metálicos. La aplicación de los racimos polimetálicos (racimos que contengan más de dos elementos metálicos) ofrece la posibilidad de una flexibilidad aún mayor en el diseño de los sistemas catalíticos.



8. CINCO REACTORES CATALITICOS que producen componentes de gasolina de alto número de octano en la refinería de la Imperial Oil Ltd. en Strathcona, Canadá. Los reactores (*en verde*) están rellenos de gránulos que contienen racimos de platino-iridio. Una fracción de petróleo vaporizada entra en el primer reactor. El efluyente de ese mismo reactor se vuelve a calentar después, pasándolo al segundo reactor, y así se continúa con los demás reactores. El producto final es rico en componentes de gasolina de alto número de octano. Las chimeneas se alzan desde los hornos que calientan los vapores del petróleo.

Una araña saltadora que teje

A diferencia de la mayoría de arañas saltadoras, Portia fimbriata *también teje. Aprovechándose de su visión, y valiéndose de tácticas de engaño, caza otras arañas en las telas y sobre el terreno*

Robert R. Jackson

En las pluviselvas tropicales de Queensland, Australia, habita una araña insólita: *Portia fimbriata.* Atendiendo a su conducta, casi todas las demás arañas pueden encuadrarse en dos grandes grupos: las tejedoras, que son sedentarias, y las cazadoras, que son cursoras o corredoras. Las primeras tienen una visión limitada: detectan a la presa, en su mayoría insectos que se precipitan sobre la telaraña, gracias a las vibraciones que provocan en la seda. Las arañas cursoras no tejen: persiguen a su víctima por la vegetación y el suelo. Entre estas últimas se cuentan los Saltícidos, o arañas saltadoras; además de la capacidad de saltar, que les da nombre, destacan por su aguda visión. *Portia fimbriata* posee unos ojos grandes y vampirescos, que claramente la señalan como miembro de la familia Saltícidos; pero, a diferencia de los saltícidos típicos, esta especie es tejedora.

Mi atención recayó sobre *Portia* hallándome casualmente a la búsqueda de arañas en sus telas, tachonadas éstas de restos y fijadas a árboles y piedras de una pluviselva de Queensland. Si bien la especie no resultaba desconocida (corría el año 1979), nadie había estudiado su conducta. Con mi dedo aparté lo que me pareció una hoja hecha jirones y mohosa; pronto advertí mi equivocación, al agitar la "hoja" sus palpos (los dos apéndices que sobresalen de las piezas bucales de las arañas), levantar su cefalotórax y observarme con sus grandes ojos. Identifiqué fácilmente la *Portia,* que mediría un centímetro de longitud. Daba comienzo así una línea de investigación que he mantenido desde entonces. De los varios centenares de *Portia* que he estudiado en el campo y en el laboratorio, casi todas ellas ocupan telarañas.

La araña resulta también extraordinaria en otro aspecto: se trata de un depredador muy versátil. Los saltícidos típicos se especializan en la persecución de insectos que se mueven. Sus seis ojos pequeños y laterales detectan movimientos en un campo de visión que cubre cerca de 360 grados; tras girarse para encararse al objeto móvil, los dos ojos principales le permiten determinar si se trata de una pareja, un rival o una presa en potencia. Cuando un saltícido localiza un insecto, lo acecha, lo persigue y salta sobre él, hundiendo sus uñas venenosas en el cuerpo del animal y a menudo sujetándolo hasta que la toxina hace efecto.

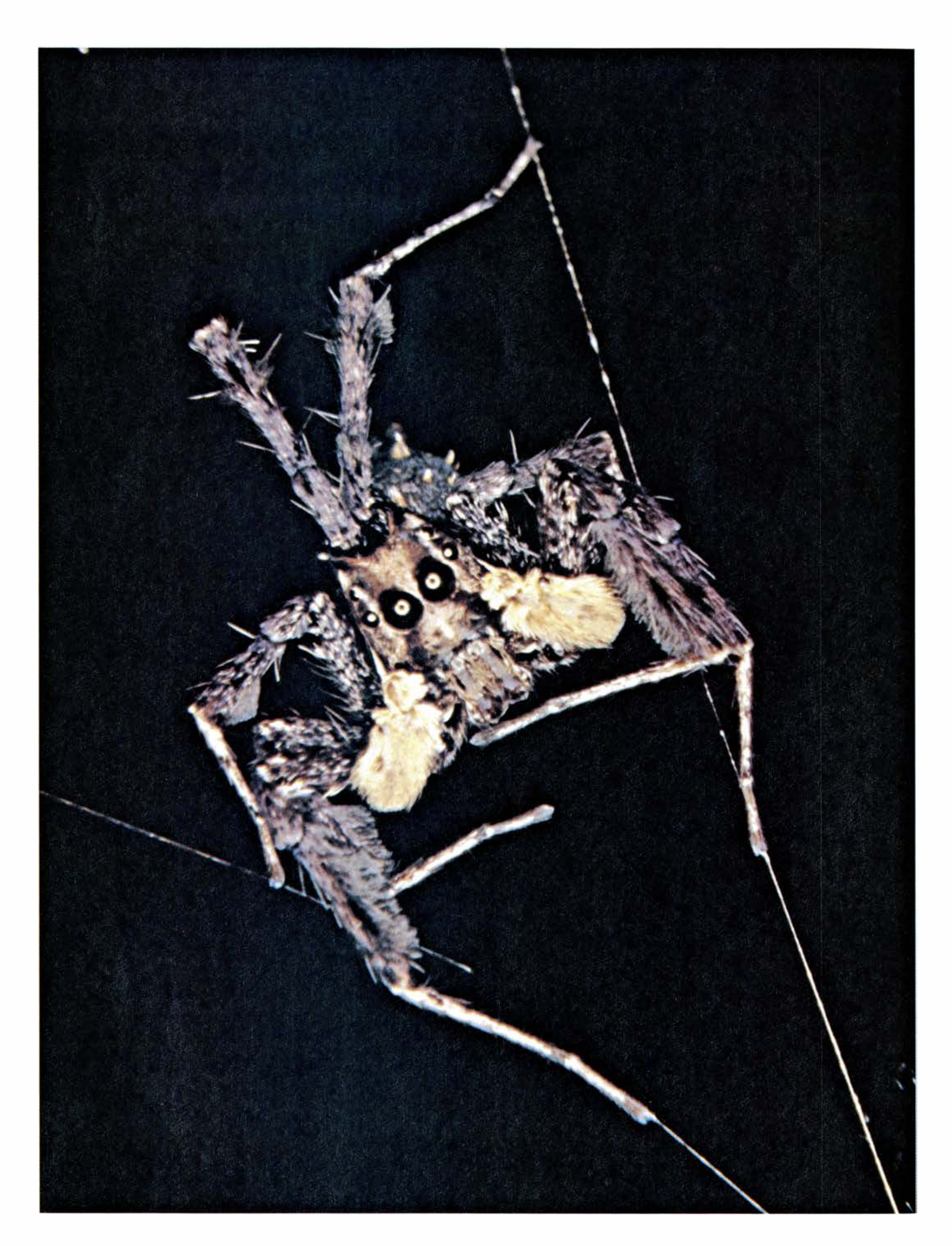
La visión de *Portia* es, cuando menos, tan buena como la de cualquier otra araña saltadora, pero no está especializada en la caza exclusiva de insectos. Sus víctimas principales son las arañas, tanto tejedoras como saltícidas. Tal dieta distingue ya a *Portia* de la mayoría del grupo de las saltadoras; la gama de su comportamiento depredador es incluso más notable. *Portia* no emplea una estrategia única y general, como cabría esperar de un depredador que se alimenta de muchas especies. (También entre los animales, el aprendiz de muchos oficios no suele ser maestro en ninguno.) Al contrario, utiliza varias tácticas, cada una de ellas diseñada de forma precisa para un tipo específico de presa. Su habilidad para la caza sobre telarañas sorprende en una araña saltadora.

La primera pregunta que me planteé fue si *Portia* ocupaba las telarañas de otras especies o bien fabricaba sus propias telas. Marcando individualmente 59 *Portiae* con puntos de pintura observé su comportamiento en la pluviselva: ambas conductas formaban parte de su repertorio. Maravillaba cómo el saltícido tejía su tela, se movía con seguridad y aparente soltura a través del edificio de seda en crecimiento, giraba periódicamente el abdomen para facilitar la salida de más hilo y, con una pata trasera, impedía que se enmarañara, al tiempo que lo fijaba a los hilos viejos o a las rocas y la vegetación. Hasta los movimientos rotatorios que *Portia* empleaba para asirse con sus patas a las hebras de seda eran los característicos de un tejedor consumado.

Las hembras y los machos juveniles de *Portia* tejen; no así los machos adultos, cuya actividad principal se centra en el apareamiento. Al igual que las especies tejedoras de otras familias, pero a diferencia de los demás saltícidos, las *Portiae* marcadas se comportaban de manera notablemente sedentaria. Algunas permanecían en la misma telaraña hasta 48 días, mudando varias veces, hasta aparearse y hacer la puesta de huevos. A veces, un macho adulto o juvenil compartía la telaraña con una hembra inmadura; la pareja copulaba al alcanzar los consortes la madurez sexual.

Las telarañas que construye *Portia* constan, por lo general, de tres láminas inclinadas que convergen en el fondo y se abren por arriba. Suele haber hojas muertas suspendidas en la maraña tridimensional de hebras que atraviesa la concavidad. Las hembras las cuelgan de sus telarañas fijando y tensando repetidamente nuevos hilos de seda a todas ellas, al tiempo que rompen los viejos. Eligen una hoja ligeramente cóncava, colocan los huevos en la cavidad y los recubren de seda. Se quedan entonces la mayor parte de su tiempo sobre los huevos, flexionadas las patas bajo el cuerpo y retraídos los palpos junto a los quelíceros (las mandíbulas). En esa posición críptica de reposo queda enmascarada la silueta de los apéndices, con lo que la araña se parece aún más a una hoja. Probablemente esa semejanza le ayude a pasar inadvertida ante los depredadores que cazan con la vista, así aves y saurios.

La tela de *Portia* no sirve sólo de nido. En la selva lluviosa suele fijar su tela a la de otra especie, a veces incluso rodeando la tela extraña y creando una sola estructura compuesta. En ello no se diferencia de muchas tejedoras. Pero la razón que les mueve es distinta:

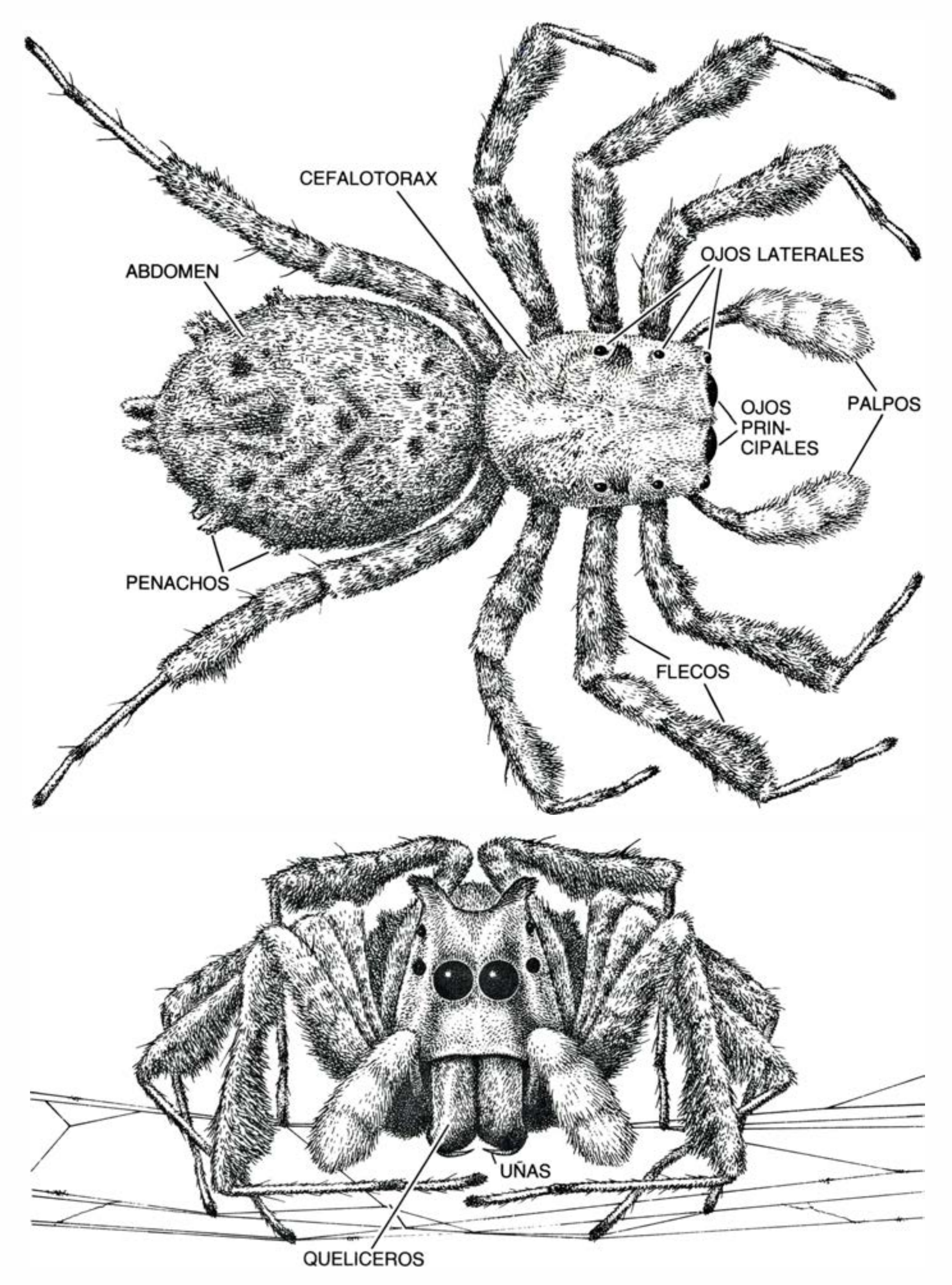


1. ***PORTIA FIMBRIATA*****, una araña australiana que teje pese a que sus grandes ojos la identifican como un cazador visual perteneciente a la familia de los saltícidos. Los tejedores típicos carecen de buena visión, al contrario que los saltícidos, o arañas saltadoras; éstas, en cambio, no tejen.** ***Portia*** **hila sus telas en lugares sombríos, entre árboles y bajo rebordes rocosos de la pluviselva de Queensland. La fotografía, de Densey Clyne, se tomó en el laboratorio. Los anillos brillantes que destacan en los ojos no son pupilas, sino el reflejo del flash del fotógrafo. La araña mide, aproximadamente, un centímetro de longitud.**

invade la tela ajena para depredar la araña que la fabricó. Al entrar en una telaraña, *Portia* provoca vibraciones en la seda con movimientos especializados de sus palpos y patas. La araña patrón, u hospedadora, cae en el engaño y responde a los estímulos vibratorios como si procedieran de otro miembro de su especie o de una presa potencial (un insecto), y no de un depredador.

El análisis de cintas de video de *Portiae* en acción me ha hecho ver que se libran a tres tipos distintos de comportamientos de vibración, que he denominado agitación, golpeteo y tirón. Poco después de adentrarse en una telaraña ajena, *Portia* extiende sus palpos o sus cuatro patas anteriores hacia delante y las agita contra la seda en una corta serie de rápidas oscilaciones verticales. También, al principio del encuentro, golpeará la telaraña con sus dos palpos simultáneamente, o con una o más de sus cuatro patas anteriores; en este comportamiento, las patas se levantan lentamente, hacia arriba y hacia atrás, para dejarse caer, raudas, sobre la seda.

Más avanzado el encuentro, predomina el tirón. La araña toma un hilo de seda con el tarso (el segmento terminal) de un palpo o de una pata y lo suelta hacia arriba o hacia abajo. El comportamiento al dar tirones es muy variado: igual da uno o varios tirones en rápida sucesión, hallándose en reposo o en marcha, que se vale de cualquier combinación de sus ocho patas. Al dar tirones, las patas se desplazan una distancia de uno a siete milímetros. *Portia* suele variar considerablemente sus tirones cuando se enfrenta a la araña patrón, como si buscara la combinación de estímulos adecuada para atraer a su presa. Si ésta comienza a acercarse, sigue dando tirones con el mismo grupo de apéndices, moviéndolos con una velocidad y amplitud aproximadamente constantes. Sin embargo, si la araña presa se detiene, *Portia* hace vibrar de nuevo la red de forma más variable.



2. POSICION CRIPTICA DE REPOSO (*abajo*) que permite a *Portia* pasar inadvertida ante los depredadores. La araña enmascara el perfil de sus patas y palpos flexinándolos y arrimándolos al cuerpo. Cuando persigue a otras arañas saltadoras retrae los palpos y los acerca a los quelíceros (mandíbulas) de manera similar; durante la locomoción ordinaria, los palpos se dirigen hacia delante. Los insólitos flecos pilosos de las patas y los penachos del abdomen facilitan el parecido de *Portia* con una hoja. En la caza, se acerca a su víctima y la agarra con los quelíceros o la acuchilla con las uñas, que contienen canales de veneno.

A veces, la tejedora se encamina por sí sola hasta su perdición; en otros casos, *Portia* se desplaza furtivamente a través de la telaraña. Cuando la presa se halla a unos cinco milímetros de distancia (la mitad de la longitud corporal de *Portia*), levanta ésta hacia arriba y atrás sus cuatro patas anteriores y extiende las uñas de la punta de los quelíceros. Puede mantener esa posición durante segundos, e incluso minutos. Finalmente, salta hacia delante, agarrando a la araña con sus quelíceros o, simplemente, acuchillándola con sus uñas. En este último caso, la araña herida sale corriendo, mientras el depredador la observa. Al cabo de unos 15 segundos, el veneno inyectado a través de las uñas hace su efecto y la presa sufre convulsiones y queda paralizada. Camina entonces *Portia* por la tela y se hace con su víctima.

Dos de las especies tejedoras de las que se alimenta *Portia* son arañas sociales; viven en agrupaciones de 10 a 100 telarañas. He observado alguna *Portia* medrar en una de esas comunidades durante días, sin duda cosechando abundante comida. En el laboratorio la hemos visto alimentarse no sólo de arañas sociales, sino también de los insectos enredados en la pegajosa seda; a veces, los invasores incluso tomaban los insectos directamente de los quelíceros de las arañas patrón. *Portia* también come los huevos de la araña propietaria de la tela, perforando un agujero en el estuche de seda que los recubre; lo consigue mordiéndolo e insalivándolo. Puesto que los huevos no se mueven, la facilidad con que *Portia* los encuentra prueba la agudeza de su visión.

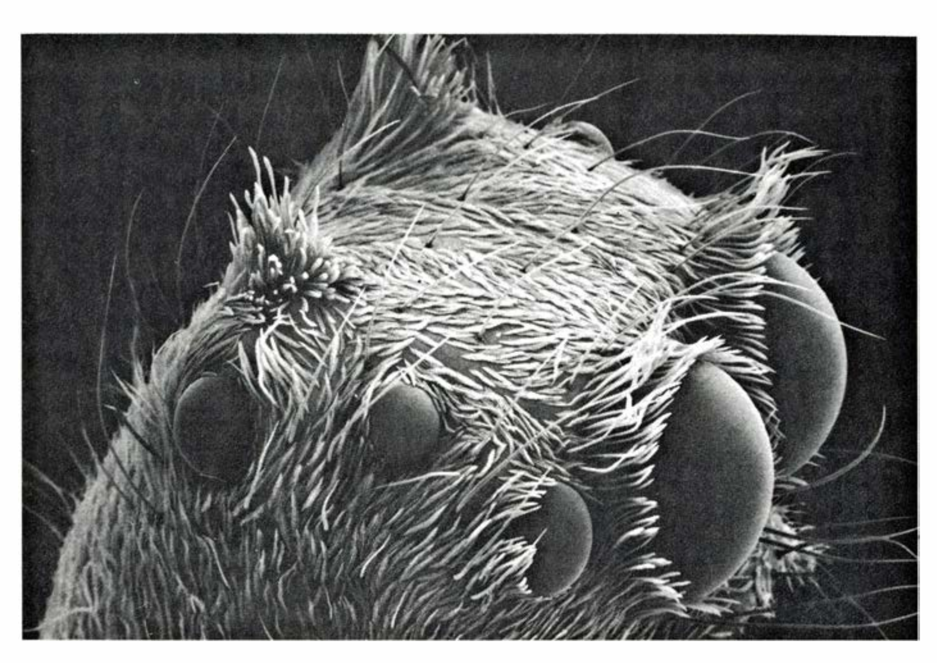
Otras especies de arañas invaden telas ajenas y emplean tácticas depredadoras similares. Por ejemplo, Mary Whitehouse, de la Universidad de Canterbury, Nueva Zelanda, y el autor han

estudiado dos especies de arañas mimétidas que también capturan tejedoras imitando las vibraciones que producen los insectos atrapados. Varias especies del género *Argyrodes* se especializan, como han demostrado Whitehouse y Fritz Vollrath, de la Universidad de Oxford, en robar insectos de las telas de otras especies. Y Simon Pollard, de Canterbury, ha estudiado una araña cazadora, *Clubiona cambridgei,* que se alimenta vorazmente de huevos de otras arañas. Sin embargo, *Portia* parece ser la única que utiliza todos esos métodos venatorios. Además, esto se cumple no sólo en la especie en cuanto tal, sino que lo realiza cada uno de sus miembros integrantes.

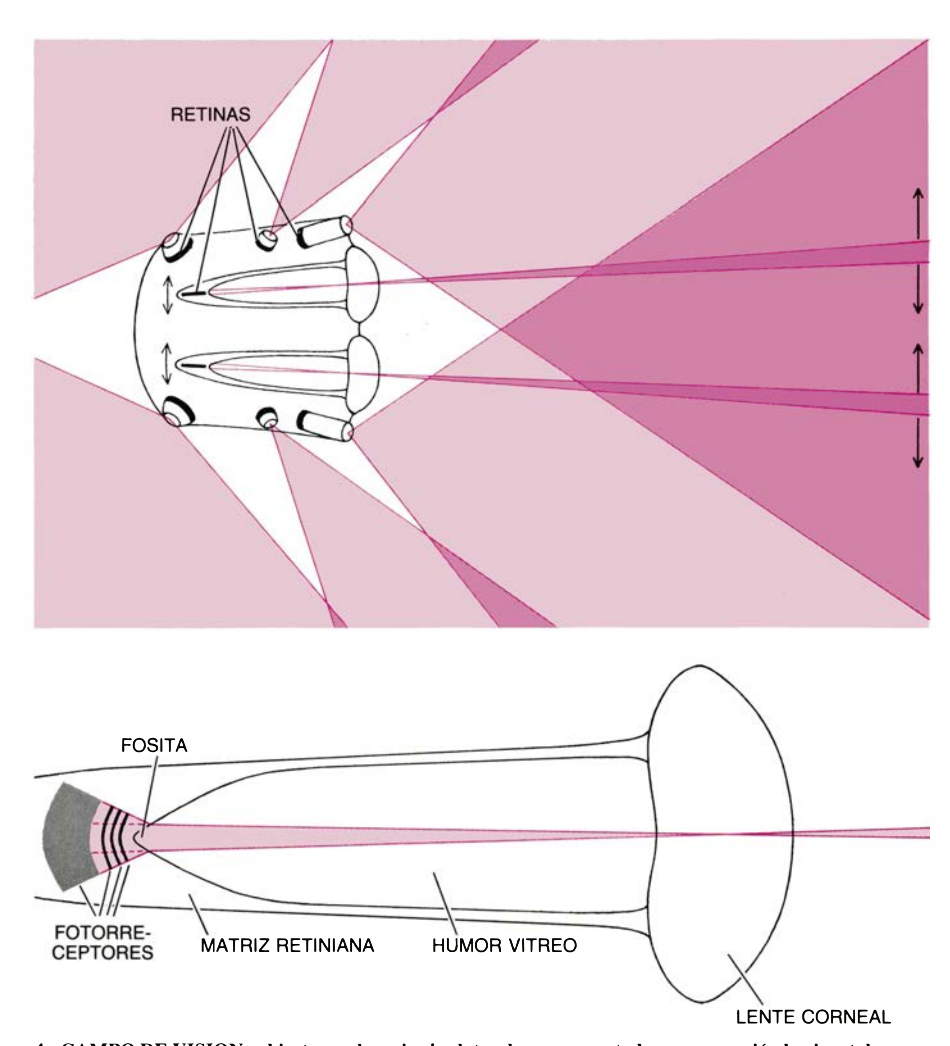
Las telarañas de *Portia* no constituyen trampas eficaces para los insectos. Ocasionalmente, moscas y otros insectos se adhieren a la seda, pero, por lo general, sólo quedan retenidos pocos segundos, y la araña suele ignorarlos. Sin embargo, al fijar su telaraña a un complejo de telas de otra especie, *Portia* parece servirse de los insectos de otra manera: como cebo. Los insectos que se debaten emiten vibraciones hacia el complejo vecino, cuyos residentes responden haciendo incursión en la tela de *Portia;* sólo consiguen convertirse en nuevas presas. Sin abandonar su refugio, recolecta gran cantidad de invasores, pues las porciones de telaraña que quedan vacías no tardan en ocuparlas otras arañas.

Cuando *Portia* abandona la red para cazar, raramente captura insectos; de hecho, nunca se la ha visto haciéndolo en la naturaleza. En el laboratorio persigue insectos de forma ocasional, procurando situarse a pocos milímetros del animal antes de lanzarse sobre él. La táctica casi siempre falla, y rara vez *Portia* insiste en la persecución. En evidente constraste con los saltícidos típicos, que se alimentan casi exclusivamente de insectos, esta especie parece comerlos sólo incidentalmente, cuando los puede obtener con facilidad. Carece, el comportamiento depredador de *Portia,* de la persecución y el salto ágiles que otros saltícidos practican con tanta eficacia. Incluso cuando no acechan a presa alguna, la mayoría de las arañas saltadoras andan a arremetidas, mientras que *Portia* avanza lenta y gravemente.

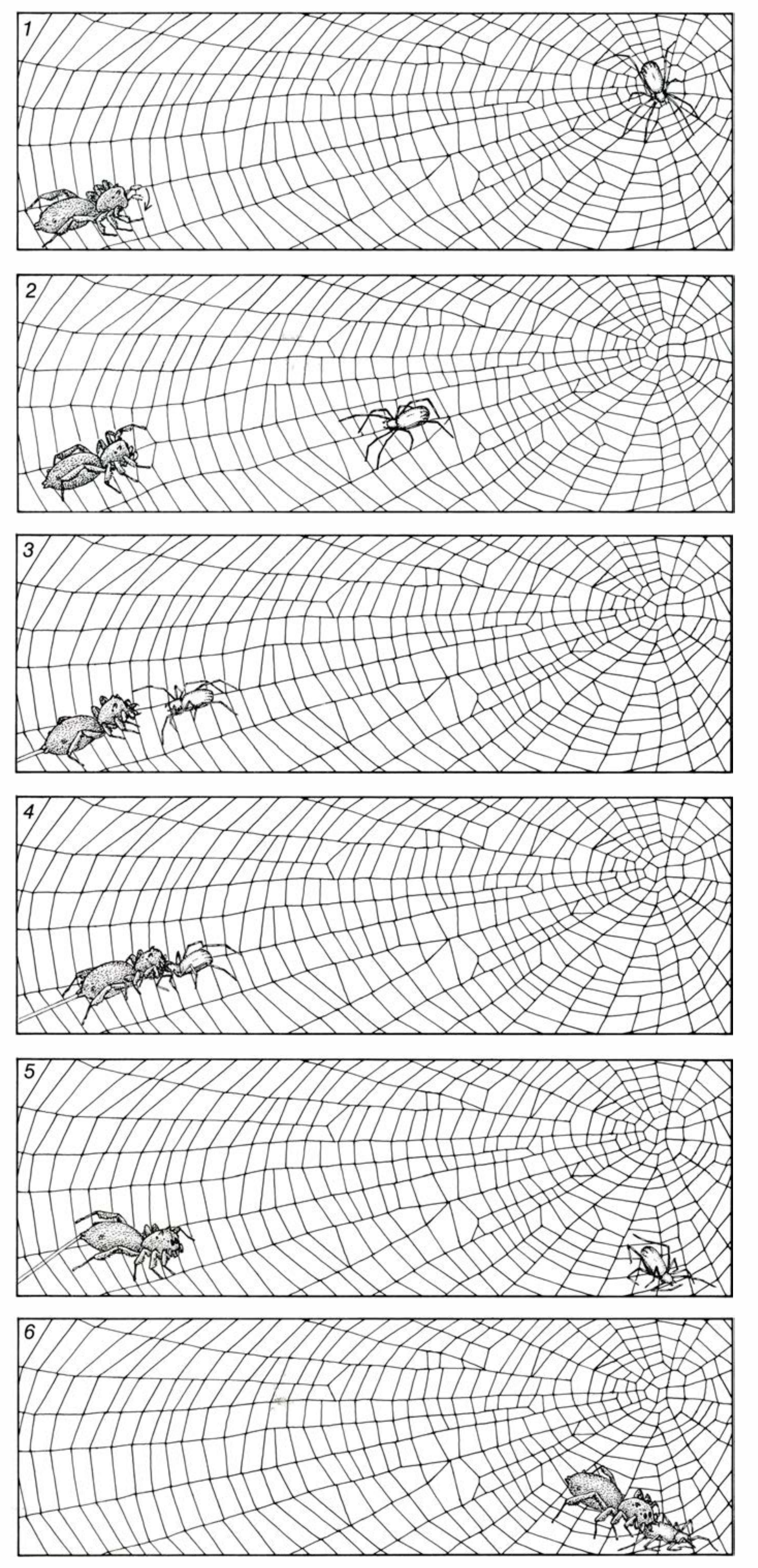
Si bien el acecho lento no resulta eficaz para cazar insectos, sí es muy adecuado para la presa que constituye el segundo componente en importancia de la dieta de *Portia:* otras especies saltadoras. No se conoce ninguna otra



3. DESTACAN LOS OJOS de *Portia* en esta electromicrografía de barrido de su cefalotórax. Los dos ojos laterales medios son grandes y funcionales, cuando en otras especies de arañas saltadoras han degenerado y son vestigiales. Se deduce de ello que *Portia fimbriata* es una especie relativamente primitiva.



4. CAMPO DE VISION cubierto por los seis ojos laterales, representado en una sección horizontal esquemática del cefalotórax de *Portia* (*arriba*); los principales, grandes y móviles, proporcionan una visión de gran agudeza. Cuando los ojos laterales detectan un objeto en movimiento, la araña dirige hacia él sus ojos principales. La sección vertical de un ojo principal (*abajo*) muestra su similitud con un teleobjetivo fotográfico: la lente corneal es convergente y, la depresión profunda de la matriz del tejido retiniano, funciona a modo de una lente divergente, aumentando la imagen del objeto sobre la retina. Sin la depresión, la imagen cubriría menos fotorreceptores, con lo que la resolución de la misma sería deficiente (*líneas discontinuas de color*). Con este sistema de teleobjetivo, *Portia* identifica la presa hasta a 30 centímetros de distancia.



araña que posea tácticas especiales para depredar saltícidos; éstos se hallan protegidos por su velocidad y su visión, que están mucho más desarrolladas que las de las demás arañas. Pero, según parece, a las arañas saltadoras típicas les cuesta tanto reconocer a *Portia* como me costó a mí mismo. Las adaptaciones que la ocultan a los depredadores parecen enmascararla ante las presas.

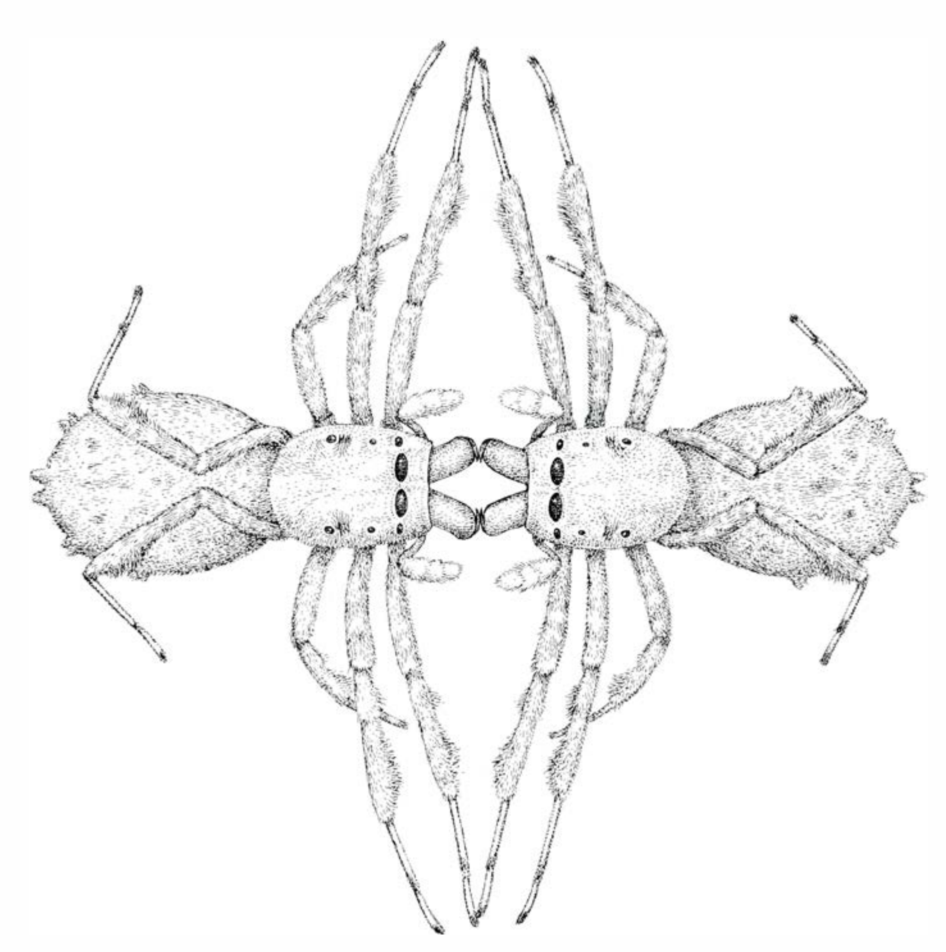
Esta "cripsis" guarda relación con su manera de moverse. Cuando acecha a saltícidos camina muy despacio: tarda a veces varios segundos en dar un solo paso, para avanzar escasos milímetros. Entre paso y paso suele hacer una pausa y agitar palpos y patas. Tanto durante los pasos como entre ellos, los movimientos de palpos y patas parecen sincopados, mecánicos. En un momento dado puede mover casi cualquier combinación de patas, de forma variable y no sincronizada, subiéndolas y bajándolas a sacudidas varias veces antes de volver al sustrato; cada pata sigue una secuencia diferente que no se repite de una manera obvia. A su vez, el movimiento de las patas no presenta relación alguna con el de los palpos, cuyo perfil se retrae junto a los quelíceros, como en la posición críptica de reposo. (Cuando *Portia* camina normalmente, o cuando acecha a tejedoras, los palpos se dirigen hacia delante.) Los movimientos aleatorios confieren a *Portia* una apariencia distinta de la de una araña, o incluso de un animal: semeja una hoja muerta sobre la que cae la luz que titila a través de la bóveda de la selva.

Portia se acerca a la araña presa sólo cuando ésta se halla vuelta en otra dirección. Cuando el saltícido se gira hacia ella, *Portia* se detiene, aunque suele continuar moviendo sus palpos y patas. El saltícido no muestra señal alguna de

5. INVADIR UNA TELARAÑA y cazar a la araña propietaria constituye una de las principales tácticas depredadoras de *Portia*. Valiéndose de movimientos especiales de sus palpos y patas, *Portia* produce vibraciones que atraen al constructor de la tela, que reacciona como si procedieran de un insecto entrampado o de un miembro de su propia especie. Poco después de invadir la telaraña, *Portia* suele agitar sus palpos o sus cuatro patas anteriores contra la seda (*1*); después, da tirones de las hebras de seda ensayando diversas combinaciones de las patas (*2*). Cuando el constructor de la telaraña se halla a unos cinco milímetros (*3*), *Portia* levanta las cuatro patas anteriores, extiende las uñas y sujeta un hilo de freno para estabilizarse durante el ataque. Puede mantenerse en esa posición minutos enteros antes de saltar sobre la araña y acuchillarla con las uñas (*4*). Cuando la araña herida huye, *Portia* la observa, a la espera de que el veneno haga efecto y de que la víctima sea presa de convulsiones (*5*). Seguidamente, atraviesa la telaraña para cobrar la presa (*6*).

reconocer el peligro inminente. Unas veces se asea, restregando sus ojos con un palpo para quitarse el polvo. Otras camina directamente hacia el depredador al acecho, e incluso bajo él, pero por lo general *Portia* persiste en su acercamiento lento y despiadado hasta que se sitúa sobre el saltícido, más pequeño, que mira hacia otro lado, todavía distraído. Entonces *Portia* agarra a su víctima o la acuchilla en la región del pedicelo, la estrecha cintura que separa el cefalotórax del abdomen. Finalmente, acarrea la presa desde la roca o el tronco de árbol donde la haya cazado hasta su telaraña.

Portia muestra una notable perseverancia en el acecho de arañas saltadoras y tejedoras. En Queensland encontré una marcada sobre la misma tela en tres días sucesivos, dando tirones los dos primeros días y comiéndose a la araña propietaria el tercero. La persecución y captura de un saltícido, observada desde su comienzo hasta el final, dura unos 90 minutos. En mi laboratorio he observado con frecuencia a individuos de *Portia* que acechaban a un saltícido o que vibraban sin cesar sobre una telaraña durante más de una hora. En recompensa, casi nunca fallaban en la captura de su presa.



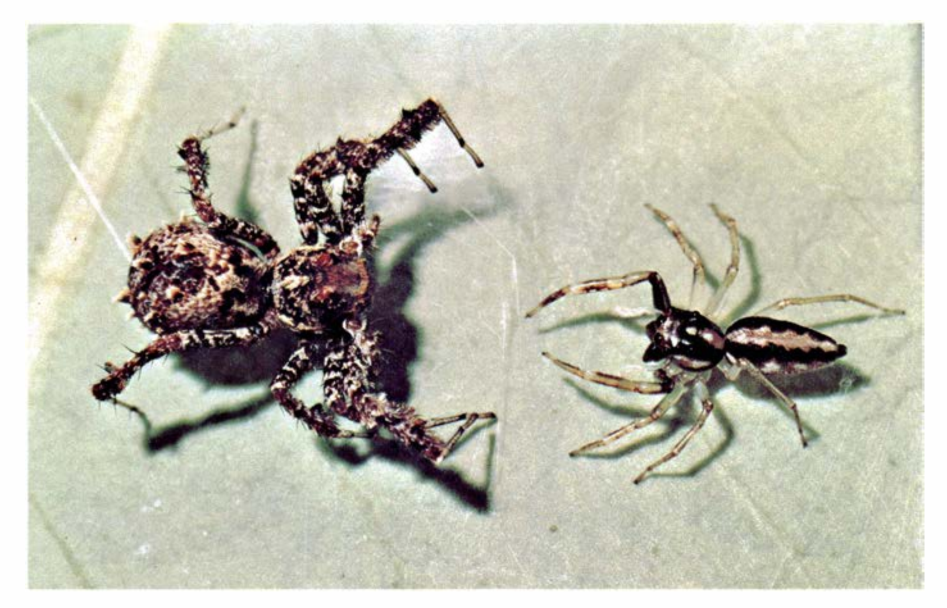
6. LAS HEMBRAS de *Portia* suelen luchar por el control de una telaraña empujándose con los quelíceros y patas anteriores; cada cual intenta poner las patas sobre las de su rival, llegando a veces a arrancarse alguna extremidad. Cuando una *Portia* expulsa a otra de una telaraña, se come los huevos de su rival.

El extraordinario comportamiento depredador que exhibe se apoya en su agudeza visual. Los estímulos de las vibraciones le proporcionan información fidedigna sobre la presencia de la presa, pero no sobre su localización; cuando se conecta un vibrador electrónico a una telaraña ocupada sólo por *Portia,* la araña da tirones a la seda, pero no necesariamente se gira para enfrentarse a la sonda. Sin embargo, gira hacia arañas presa situadas sobre una telaraña adyacente, separada de la suya por cristal, que bloquea la transmisión de vibraciones. También discrimina entre saltícidos y moscas colocadas detrás de un cristal, y entre moscas situadas detrás de un cristal y su propia imagen reflejada en un espejo. Desprecia las moscas, acecha a los saltícidos y esboza un ademán de amenaza contra su propia imagen, que debe tomar por un rival. *Portia* es capaz de esas discriminaciones hasta desde 30 centímetros de distancia, un campo visual tan grande o mayor que el de otras especies de saltadoras estudiadas por mi colega Aynsley Macnab.

Las estructuras visuales de *Portia* y de los saltícidos típicos son muy similares. Gran parte de lo que se sabe acerca de los ojos de los saltícidos, por ejemplo las características de su campo de visión [*véase la figura 4*], cabe atribuirlo a la labor de Michael Land, de la Universidad de Sussex. Valiéndose del procedimiento de cubrir distintas combinaciones de ojos con pintura opaca, resultó fácil verificar que en *Portia* los pequeños ojos laterales controlan la orientación de la araña, mientras que los grandes ojos principales son responsables de las discriminaciones visuales finas. Para conseguir la resolución necesaria debe proyectarse una imagen grande sobre la retina de los ojos principales, una imagen que perciban tantos receptores como sea posible. En *Portia* y en otros saltícidos, el tamaño de la imagen se magnifica de dos maneras.

En primer lugar, la retina de cada ojo principal queda lejos de las lentes corneales, al final de sendos tubos alargados que se extienden profundamente en el cefalotórax. Ello aumenta la distancia focal y, por consiguiente, el tamaño de la imagen. Sin embargo, el cefalotórax de *Portia* tiene sólo unos cuatro milímetros de longitud, de modo que el grado de aumento alcanzable sólo en virtud de los tubos oculares es limitado.

David S. Williams y Peter McIntyre, de la Universidad Nacional de Australia en Canberra, han encontrado una segunda característica anatómica que mejora la resolución visual. La retina de cada ojo principal se halla encastrada en una matriz de tejido en forma de cono que se abre hacia la parte anterior del ojo. Dado que el índice de refracción de la matriz es superior al del fluido claro contenido en la parte media del tubo ocular, la depresión cónica que queda justo delante de la retina actúa a modo de lente divergente. La depresión y la lente corneal convergente actúan conjuntamente como un sistema de teleobjetivo fotográfico, que aumenta el tamaño de la imagen retiniana, y por tanto el poder de resolución del ojo, en un 50 por ciento. Los ojos principales de *Portia* (y, como ha demostrado A. David Blest, de Canberra, también de los demás saltícidos) son, en efecto, telescopios galileanos en miniatura. Sistemas de lentes divergentes similares se han encontrado en falcónidos (por parte de Allan W. Snyder, de Canberra, y de William H. Miller, de la Facultad de Medicina de la Universidad de Yale). Al igual







7. ACECHAR SALTICIDOS fuera de las telarañas constituye otro de los comportamientos depredadores de *Portia*. En esta secuencia, *Portia* se acerca lentamente a una araña presa situada sobre una hoja. Mientras la futura víctima se halla de cara a *Portia*, ésta se mantiene inmóvil, retraídos los palpos (*arriba*). Aparentemente distraído, el saltícido camina hacia *Portia* (*centro*). Al girarse el saltícido, todavía sin percatarse del peligro (pues de lo contrario huiría), *Portia* reanuda su aproximación; ataca únicamente cuando se ha situado sobre su presa. El proceso entero de acoso puede durar más de una hora, y suele tener éxito.

que los saltícidos, esas aves deben acomodar ojos potentes en una cabeza pequeña.

Las interacciones con miembros de su propia especie se hallan también, en gran medida, mediadas por la visión. Entre arañas del mismo sexo los tipos de comportamiento de exhibición más conspicuos son los de "patas dobladas"; los tres primeros pares de patas se mantienen muy flexionados y próximos al cuerpo. Por lo general, los dos primeros pares se agitan arriba y abajo. A menudo, las dos arañas se mecen lentamente de uno a otro lado, o giran una alrededor de la otra repetidamente, a poca distancia. Otros saltícidos exhiben un comportamiento semejante, pero la actuación de *Portia* resulta particularmente amenazadora.

Las interacciones entre hembras tienden a intensificarse. Con sus rostros apretados uno contra el otro, las uñas fuera y las patas extendidas a ambos lados, las dos arañas se empujan mutuamente una y otra vez. Cuando una de ellas consigue poner sobre la otra una o más patas, se sucede un combate de aferramiento durante el cual no resulta infrecuente que alguno de los contendientes pierda varias patas. A la postre, una de las arañas termina por salir huyendo. A veces el encuentro enfrenta a un intruso con otra *Portia,* que defiende su telaraña; si el residente es expulsado, el intruso come inmediatamente los huevos del residente, y a veces los sustituye por una puesta propia.

Cuando persigue alguna presa o evita al depredador, *Portia* intenta pasar inadvertida moviéndose lenta y mecánicamente para comunicarse con miembros de su propia especie; cuando de lo que se trata no es sólo de ver, sino también de ser vista, esos movimientos son inadecuados. En particular, durante el cortejo, *Portia* muestra una velocidad y agilidad que contrastan sorprendentemente con su comportamiento depredador. Las hembras suelen atravesar la telaraña corriendo hacia los machos en cortejo, a veces culminando el ataque con un salto sobre ellos desde varios centímetros de distancia. Este comportamiento no implica necesariamente falta de receptividad por parte de la hembra; después de huir, por lo general el macho renueva sus exhibiciones de cortejo, y a veces termina por aparearse con la agresiva hembra.

La exhibición visual del macho contempla posturas y movimientos especializados de las patas; son similares a

los que emplean los saltícidos típicos. Encontrándose aún a cierta distancia de la hembra, el macho levanta rígidamente sus dos patas anteriores, las dirige en ángulo hacia delante y las agita arriba y abajo desfasadamente. Más cerca ya, adopta otra conducta, moviendo rápidamente las patas anteriores hacia los lados, volviéndolas a juntar y luego separándolas de nuevo. Finalmente, camina hasta situarse sobre la hembra y comienza la cópula. Durante el apareamiento las hembras de los saltícidos típicos mantienen todas las patas sobre el sustrato; la hembra de *Portia*, en cambio, suele descolgarse por un hilo de seda desde una hoja, cargando con el macho sobre su dorso.

El macho realiza exhibiciones sexuales esté o no subido a las telas. Sin embargo, sobre las telarañas su comportamiento nupcial presenta un elemento adicional: la comunicación vibratoria. En ello *Portia* se parece a las tejedoras típicas que, dada la pobreza de su visión, se apoyan principalmente en un comportamiento vibratorio especializado para comunicarse con los demás miembros de su especie. Por ejemplo, durante el cortejo, el macho de la araña tejedora da tirones a la seda con sus patas anteriores, o tamborilea la tela con sus palpos de una manera característica para atraer la atención de la hembra.

El cortejo vibratorio de *Portia* consiste en una andadura especial, que el macho adopta únicamente si en la tela hay alguna hembra. De ordinario, ese "caminar espasmódico" coincide con exhibiciones visuales, pero los experimentos han demostrado que éstas no son imprescindibles, y que el estímulo transmitido por el caminar espasmódico permite que la hembra localice a su pareja. A su vez, el comportamiento del macho responde a estímulos olfativos (feromonas) que libera la hembra. La comunicación por el olor es absolutamente insólita para un saltícido, pero resulta también característica común del cortejo en los miembros de las especies tejedoras.

Así, cuando se halla sobre una telaraña, y en particular cuando se le priva del uso de sus ojos, el comportamiento nupcial de *Portia* corre parejo al de las tejedoras; fuera de las telas, corteja como lo hacen los demás saltícidos, valiéndose de exhibiciones visuales. Estas observaciones confieren a *Portia* gran importancia en el aspecto evolutivo; no constituye esa araña una mera curiosidad zoológica. De hecho, Fred Wanless, del Museo Británico de Historia



8. CAZA FRUCTIFERA de un saltícido; culmina cuando *Portia* sujeta la araña presa entre sus quelíceros. Suele entonces retornar a su telaraña, arrastrando consigo al saltícido. Puesto que sólo consume líquidos, inyecta enzimas a la presa a través de sus piezas bucales, que digieren y licúan el tejido interno; succiona luego los jugos y expulsa de la tela el exoesqueleto seco. La fotografía es obra de Robert R. Jackson.

Natural, ha señalado que *Portia* es uno de los saltícidos actuales más primitivos. El razonamiento se basa en indicios morfológicos, en particular en el hecho de que el par medio de ojos laterales: degenerados y, por tanto, vestigiales en la mayoría de arañas saltadoras, son funcionales en *Portia.* El comportamiento aberrante de esa peculiar araña quizá constituya una clave del origen de los saltícidos y de sus complejos ojos.

Blest y el autor proponen la siguiente hipótesis acerca de la evolución de los saltícidos. El antepasado común de *Portia* y de los saltícidos típicos era una araña tejedora de visión pobre. La especie ancestral vivía en un hábitat comparable a la pluviselva de Queensland, donde abundaban las telarañas de otras especies, y a menudo se hallaban contiguas a las suyas. La abundancia de alimento que ofrecían las telarañas contiguas instó al antepasado saltícido a desarrollar la costumbre de invadirlas. Debió valerse, inicialmente, de estímulos vibratorios para localizar a su presa, como hacen las actuales arañas tejedoras. Sin embargo, las señales vibratorias no son del todo fiables en tales situaciones, pues dependen de las características de la tela, que varían de una especie a otra. Obtendrían, por tanto, ventaja evolutiva aquellos miembros de la especie ancestral que pudieran detectar la presa en cualquier tipo de telarañas, recurriendo a un sentido independiente de la dinámica de éstas: la visión.

Especializada ya la araña ancestral en la invasión de telas, habría de abandonar con frecuencia su telaraña para descolgarse hasta el suelo en busca de nuevas telas que ocupar. En este contexto debió desarrollar la capacidad de correr y saltar obstáculos. Simultáneamente, la visión del antepasado, ya aguda, le habría permitido depredar insectos en movimiento. Las ventajas de especializarse en esas presas pudieron luego haberle llevado a abandonar la táctica de invadir telarañas; por lo general, los insectos son más abundantes que las arañas, y pueden capturarse más rápidamente, sin un acecho prolongado. Abandonado ya el hábito de invadir telarañas, y bastándose para sobrevivir con la caza de insectos en el suelo, no necesitaría tejer sus propias telarañas. A partir de ese punto aparecerían por evolución numerosas especies de saltícidos, adaptados a los distintos ambientes.

En ese punto se separaría *Portia* de los saltícidos típicos: conservó los hábitos de construcción de telarañas y de invasión de redes ajenas. Quizá *Portia* mantuvo estos comportamientos en razón de circunstancias ambientales especiales: en su hábitat debieron abundar las telarañas vecinas. Otra causa plausible es que la seguridad inusual de que goza *Portia* frente a los depredadores, producto de su apariencia críptica, foliforme, se habría perdido de haberse dedicado la especie a la persecución rápida de insectos. El acercamiento lento a la presa, en cambio, no habría comprometido su ventaja críptica, y tales aproximaciones resultaban apropiadas para la caza al acecho de arañas tejedoras, a las que los movimientos rápidos alertarían. Ante la creciente abundancia de saltícidos en la pluviselva de Queensland, el aspecto críptico de *Portia* y sus movimientos, habitualmente lentos, pudieron adaptarse a la explotación de la nueva y rica fuente de alimento.

Las arañas saltadoras típicas quizá manifiesten rasgos de sus raíces tejedoras. Si bien no hilan telas, construyen nidos tubulares de seda, por lo general bajo una piedra o en algún otro lugar oscuro y resguardado; las hembras ponen sus huevos en el nido y suelen permanecer en él cuando se hallan inactivas. Más significativo aún es que, cuando un saltícido macho se topa con una hembra en el interior de un nido oscuro, no intenta atraerla con las exhibiciones visuales usuales, sino que se libra a un comportamiento de cortejo vibratorio; por ejemplo, empuja y tira de la seda con sus patas o uñas de manera característica. (*Portia* engaña a veces a los saltícidos en su nido dando tirones a la seda de forma similar.) Sorprendió el descubrimiento de esta conducta, hace una década, pues la mayoría de los investigadores aceptaban la opinión tradicional de que toda la comunicación entre saltícidos era visual. La explicación más lógica de ello es que los saltícidos típicos conservan parte del comportamiento de sus antepasados tejedores, y que *Portia,* un tipo evolutivo intermedio, ha conservado ese comportamiento en mayor grado.

Aunque quizás esta hipótesis no llegue nunca a comprobarse, ciertas predicciones que de ella se desprenden sí pueden someterse a ensayo. Por ejemplo, de una araña como *Portia,* que evolucionara en un hábitat donde los saltícidos abundaran mucho menos que en Queensland, no cabría esperar que depredara sobre ellos. He utilizado hasta aquí el nombre genérico al hacer alusión a *Portia fimbriata,* cuando en realidad se conoce alrededor de una docena de especies, que ocupan gran variedad de ambientes. Mis colegas y yo estudiamos ahora el comportamiento de algunas de esas especies y de otros saltícidos primitivos. Por comparación con las observaciones efectuadas en varias especies esperamos ir desenmarañando la historia evolutiva de esa familia, única, de arañas.

Lapsus linguae

Permiten vislumbrar el proceso que subyace a una de las conductas humanas más complejas: el habla. Se está fomentando el estudio de los lapsus *a través de diversas técnicas de investigación en el laboratorio*

Michael T. Motley

Hace ya varios años. Durante una entrevista a la que acudí en solicitud de empleo, me presentaron a uno de mis competidores que aspiraba al mismo puesto. Al extenderle mi mano, queriendo decir "Encantado de conocerle", pronuncié "Encantado de noquearle". Aunque ahora nos reímos recordando la situación (ninguno de los dos conseguimos el empleo), este lapsus provocó un apuro en su momento.

¿Cuál era el origen del lapsus? Un siglo atrás, Sigmund Freud afirmaba que en todos los deslices verbales podían leerse significados escondidos. Más concretamente, sostenía que todos los *lapsus linguae* revelaban ansiedades y motivaciones ocultas del hablante. Esta hipótesis no goza de ningún aprecio entre los que estudian los procesos cognitivos responsables del lenguaje y de la producción del habla. El "*lapsus* freudiano" resulta difícil de examinar en el laboratorio, y se le arrinconó en favor de hipótesis más fáciles de someter a prueba. Más aún, los teóricos se inclinaron a considerar la producción del habla como un proceso más o menos autónomo, sin cabida alguna para influencias involuntarias procedentes de motivaciones, ansiedades u otros factores irrelevantes para el pretendido mensaje del hablante.

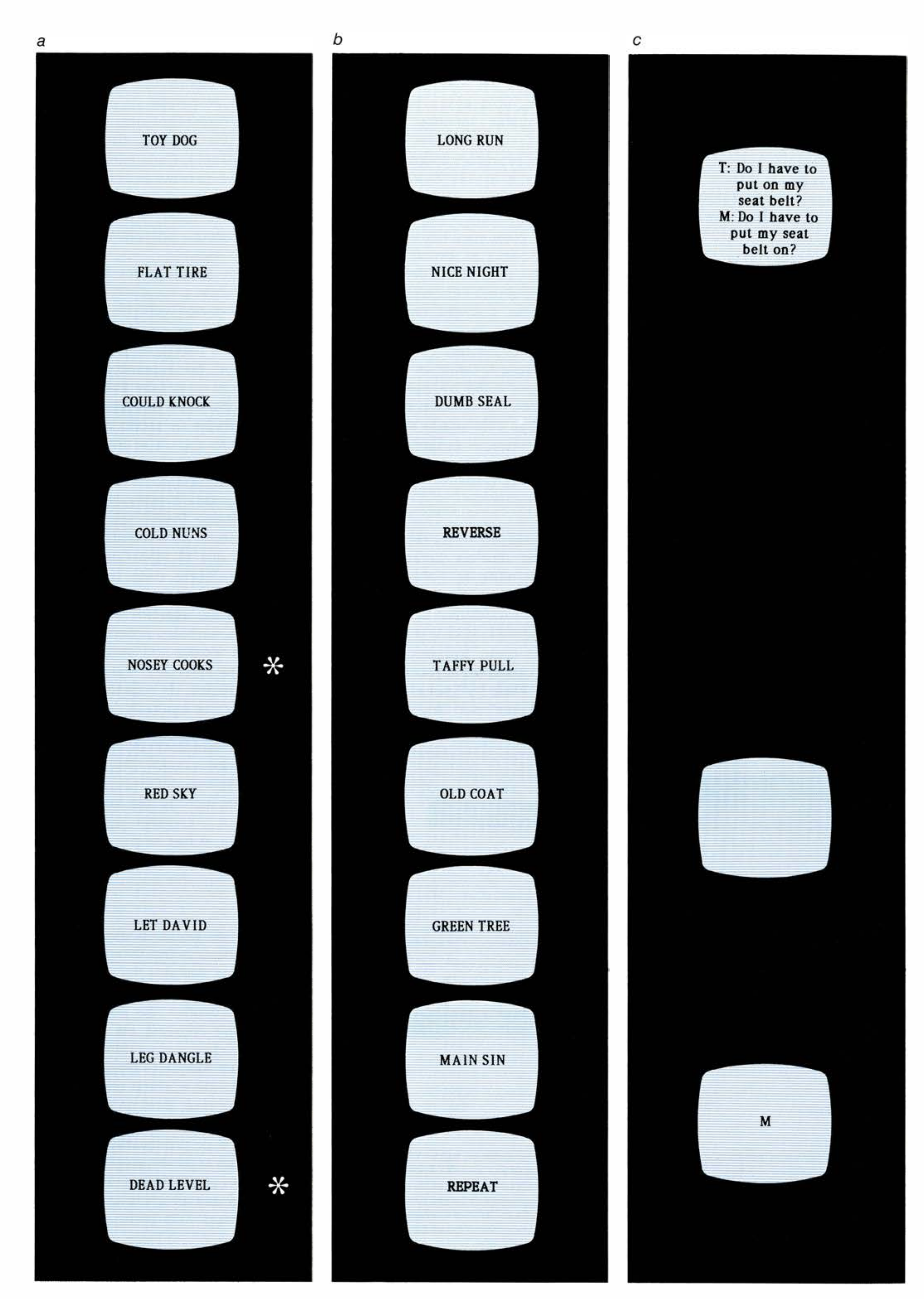
A todo eso hay que añadir que el carácter categórico de la afirmación de Freud de que todos los lapsus poseen significados ocultos hace a ésta menos atractiva todavía. Cuesta imaginar que la solicitud de mi hija de seis años a la hora de comer ("ayúdame a cortar el follo") sea el resultado de alguna ansiedad reprimida o cualquier cosa por el estilo. Parece más probable que se haya limitado a mezclar la "f" inicial de filete con el resto de la palabra "pollo". De modo similar, el único significado que puede tener el que una persona diga "dara cura" en lugar de "cara dura" es que ha intercambiado las dos letras iniciales de ambas palabras. Pero, ¿a qué obedece el que se puedan mezclar palabras o intercambiar sonidos en el transcurso de la producción del habla? Y, en el caso de mi "Encantado de noquearle", ¿podría tener razón Freud? [Téngase presente, además, que la expresión inglesa "Pleased to meet you" –encantado de conocerle– no difiere tanto de "Pleased to beat you" –encantado de noquearle– como en castellano. N. del E.]

A lo largo de los últimos diez años hemos asistido a un renovado interés por estas cuestiones y otras afines. Sin embargo, paradójicamente, esta preocupación actual por los deslices verbales deriva de la atención despertada hacia la producción del habla sin errores. El lenguaje hablado representa una de las conductas más complejas y misteriosas del repertorio humano. Es una de las escasas conductas que continúan resistiéndose a la simulación por computadora. El hecho de que la producción del habla no presente normalmente errores convierte a este proceso en algo aún más notable. Como mínimo, un hablante que desee expresar un pensamiento debe elegir las palabras que se ajusten al significado pretendido, seleccionar una organización de esas palabras que sea gramaticalmente legítima y suministrar las órdenes motrices apropiadas a la laringe, la lengua y los labios. Todas estas decisiones y formulaciones de señales pueden producirse en un instante, y por ello resulta bien poco probable que obedezcan a un gobierno consciente. Por otra parte, lo que la gente dice es con frecuencia tan original –en cuanto secuencia verbal, si no mental– que difícilmente puede sostenerse que el habla sea resultado de meros reflejos.

La complejidad y eficiencia de la producción del habla lo convierten en algo difícil de estudiar: sus decisiones y operaciones constituyentes se suceden con demasiada rapidez como para poder aislarlas y examinarlas con facilidad. Por ello es muy bueno (al menos para los estudiosos del habla humana) que la gente cometa deslices verbales. De hecho, el lapsus linguae ofrece un puesto de observación destacado en el proceso de producción del habla. Cuando alguien dice "mágico" en lugar de "músico" este error brinda un retazo del proceso de selección de palabras del hablante. Cuando se trasponen fonemas ("pé con tastas" en vez de "té con pastas") o se sustituyen ("brusa" en lugar de "blusa"), se entreabren fugazmente otras ventanas.

La mayor parte del mérito, en lo que se refiere al interés moderno por los lapsus linguae, corresponde a Victoria

1. TRES METODOS QUE PROVOCAN LAPSUS VERBALES en el laboratorio. Se trata de que los sujetos respondan a palabras que aparecen sobre una pantalla. Al introducir cierto sesgo fonológico (*a*) se induce al sujeto a cometer divertidos errores (es decir, a trasponer fonemas, o sonidos individuales del habla, entre dos palabras de manera accidental). El sujeto lee parejas de palabras en silencio; a continuación, el sonido de un zumbador (*asteriscos*) le insta a que pronuncie en voz alta esa pareja que está leyendo. El sujeto no sabe que las parejas precedentes están ordenadas de suerte tal que sus fonemas iniciales dupliquen el error esperado; esto le induce a la comisión de un error. Los lapsus predichos son "cozy nooks" (por "nosy cooks") y "led devil" (por "dead level"). En el conflicto secuencial (*b*) la instrucción "invierta" ("reverse"), que aparece en la pantalla, requiere del sujeto que diga la pareja de palabras precedente al revés; la instrucción "repita" ("repeat") significa que el sujeto debe pronunciar en voz alta la pareja precedente. Los lapsus predichos son "deal some" o "some deal" (para "seal dumb", la inversa de "dumb seal") y "sane men" (por "main sin"). En la competición por la elección de frase (*c*) se contemplan dos sentencias durante 10 segundos; cada sentencia va precedida de una letra (aquí *T* o *M*). La pantalla se queda en blanco durante unos cinco segundos, tras lo cual aparece una letra (aquí *M*) indicando al sujeto que diga una de las dos sentencias. El desliz predicho es "¿Do I have to put on my seatbelt on?", esto es, repetir impropiamente "on".


a
TOY DOG
FLAT TIRE
COULD KNOCK
COLD NUNS
NOSEY COOKS
*
RED SKY
LET DAVID
LEG DANGLE
DEAD LEVEL
*
b
LONG RUN
NICE NIGHT
DUMB SEAL
REVERSE
TAFFY PULL
OLD COAT
GREEN TREE
MAIN SIN
REPEAT
c
T: Do I have to put on my seat belt?
M: Do I have to put my seat belt on?
M

A. Fromkin, de la Universidad de California en Los Angeles, que en la década de 1960 emprendió un estudio documentado de los deslices verbales que observaba en el habla cotidiana. A lo largo de los años Fromkin y sus colegas han ido recopilando miles de ejemplos de deslices verbales. Otros investigadores han comenzado también a constituir sus propias colecciones. Trabajo que pone de manifiesto que los distintos tipos de deslices verbales siguen patrones identificables.

Por ejemplo, cuando implican el intercambio de palabras, las palabras trastocadas casi siempre pertenecen a la misma categoría sintáctica o gramatical. Los sustantivos tienden a ocupar el lugar de otros sustantivos (como en "Tiró la ventana por el reloj"), los verbos suelen cambiarse de sitio con otros verbos ("Por favor, lava la mesa y quita los platos"), etcétera. Este esquema sugiere que el léxico de un hablante, o su diccionario mental, organiza las palabras de acuerdo con sus categorías gramaticales. Hay otro tipo de error ("Eso está muy bien donde tú lo poniste" o "Escuchad cómo llora la infeliza") que implica que los elementos de acoplamiento con las categorías gramaticales (elementos como los indicadores del tiempo de los verbos y las terminaciones de género y número para los sustantivos) no se encuentran almacenadas como partes de palabras, sino que van incorporándose en el transcurso de la producción del habla. (Aquí se parte del supuesto de que el léxico no incluiría nunca palabras inexistentes como "poniste" e "infeliza").

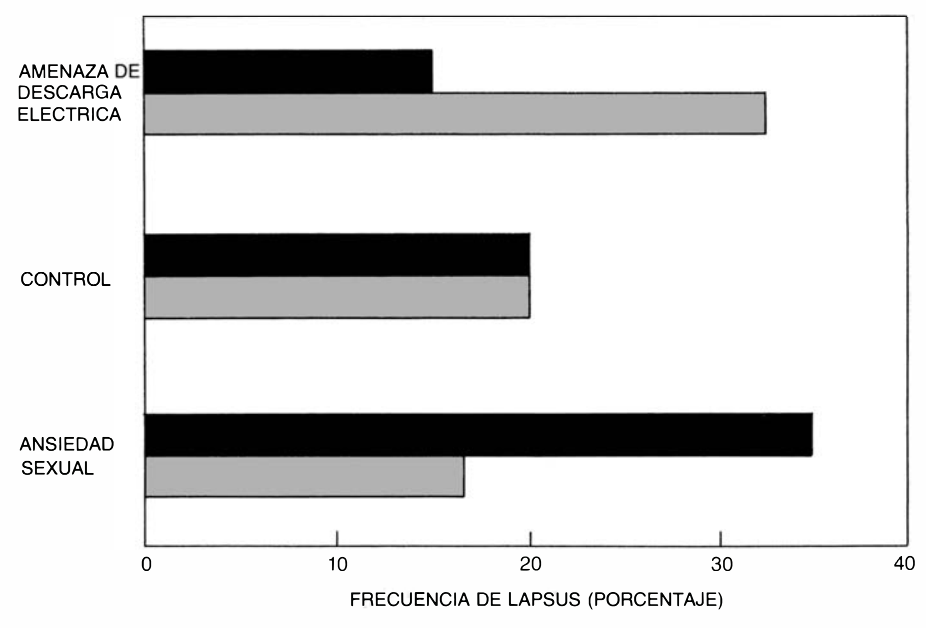
Por tanto, el análisis de los lapsus linguae naturales aporta bastante información acerca de la organización mental de los componentes lingüísticos. Por otra parte, pone también un poco de manifiesto cómo se procesan dichos componentes en la mente del hablante. Un modo de abordar el examen de este procesamiento consiste en provocar deslices verbales en un medio experimental. Esta es la estrategia que he empleado durante los últimos diez años. La mayor parte del trabajo realizado ha constituido un esfuerzo de equipo, en el que han colaborado mis colegas Bernard J. Baars, de la Universidad de California en San Francisco, y Carl T. Camden, de la Universidad estatal de Cleveland.

Se han diseñado varias técnicas para provocar deslices verbales, accidentales por parte del hablante y predecibles por parte del experimentador. Uno de los métodos más fiables induce el tipo de lapsus conocido por juego de palabras, es decir, trasposición de fonemas entre palabras adyacentes o muy próximas. "Flute fry" por el "fruit fly" y "shred hinker" por "head shrinker" constituyen dos ejemplos sacados del habla natural. Para provocar estos errores en el laboratorio, se intercalan en una lista de parejas de palabras algunas clave (que el hablante intenta decir, como por ejemplo, "fruit fly" y "head shrinker"). Cada pareja de esta lista se proyecta brevemente sobre una pantalla; suele emplearse la del terminal de un ordenador, y las parejas de palabras aparecen proyectadas a intervalos de un segundo.

Se le pide al sujeto que lea las parejas en silencio a menos que se le indique lo contrario (verbigracia, a través de un zumbido), en cuyo caso debe leer en voz alta la pareja de palabras. Parejas que son, por supuesto, las clave, pero el sujeto no lo sabe y además van precedidas por dos o tres parejas de palabras diseñadas de modo que los fonemas que se espera se intercambien en el error, se encuentren ya en sus posiciones traspuestas. Por ejemplo, "fruit fly" podría ir precedida de "flat frog" y "flying froth". Esto crea el sesgo suficiente de tendencia al error como para que el sujeto caiga en un juego de palabras cada tres parejas clave, por término medio.

En todos los aspectos importantes, los deslices verbales provocados mediante esta técnica son indistinguibles de los lapsus naturales. Variando ciertas características de esta técnica pueden contrastarse hipótesis relativas a la producción del habla. Un ejemplo destacado es la afirmación de Freud acerca de los deslices verbales. Todo lo que se necesita para someter a prueba esta hipótesis es un método que logre inducir a los sujetos a cometer lapsus en un momento en el que se pueda tener la seguridad de que están experimentando determinadas ansiedades y sensaciones.

En nuestros primeros experimentos sobre deslices freudianos, nos servimos de dos métodos para manipular la ansiedad de los sujetos, que eran varones y estudiantes. La manipulación de un grupo consistía en aplicar un falso electrodo a cada sujeto y decirle que en algún momento elegido al azar del experimento recibiría una descarga eléctrica dolorosa. Pero no se producía descarga alguna; se avanzaba con la exclusiva razón de provocarles cierta ansiedad. A un segundo grupo se le manipulaba presentándoles como experimentador a una atractiva señorita vestida de manera muy provocativa. Había un tercer grupo cuyas condiciones de manipulación eran neutrales. La



2. LAPSUS FREUDIANOS inducidos por el autor y sus colaboradores. Todos los sujetos (estudiantes varones) contemplaron la misma secuencia de parejas de palabras expuesta en una pantalla. En un experimento ("Amenaza de calambre") se les dijo que recibirían una descarga eléctrica procedente de los electrodos que tenían aplicados a su cuerpo. Aunque no se produjo descarga alguna, la ansiedad de los sujetos provocó sobre todo errores relacionados con la electricidad (*barras grises*). Un ejemplo es "cursed wattage" por "worst cottage". En otro experimento ("Ansiedad sexual"), la presencia de una mujer al frente del ensayo indujo juegos de palabras con contenido sexual (*barras negras*). Los resultados respaldan la hipótesis avanzada por Sigmund Freud según la cual (al menos en estos experimentos) los lapsus linguae revelan ansiedades ocultas.

lista de parejas de palabras destinadas a la provocación de divertidos errores era la misma en los tres casos. Incluía parejas clave que podían inducir a deslices verbales relacionados con una descarga eléctrica y el mismo número de otras que podían desembocar en lapsus relacionados con la atracción sexual.

El resultado fue tal y como Freud hubiera predicho: los sujetos sometidos a condiciones de ansiedad cometieron bastantes más deslices afines a su angustia correspondiente que de los otros. Los sujetos bajo amenaza de descarga eléctrica tendían a decir "damn shock" en lugar de "sham dock", "carried volts" en vez de "varied colts" y "cursed wattage" cuando lo que ponía era "worst cottage".

Bajo la influencia de la "experimentadora" provocativamente vestida, los errores más frecuentes incluían "fast passion" por "past fashion", "happy sex" por "sapy hex" y "bare shoulders" por "share boulders".

En un estudio afín, a los sujetos introducidos en la secuencia de parejas de palabras por la atractiva "experimentadora", se les aplicó primero un test estándar de papel y lápiz para medir su ansiedad sexual. (El test, que pregunta al sujeto su acuerdo o desacuerdo con una secuencia de afirmaciones, es conocido como Mosher Sex Guilt Inventory). Los sujetos cuyas puntuaciones en el test escrito evidenciaban una personalidad ansiosa resultaron ser los que cometieron después el número más elevado de juegos de palabras relacionados con el sexo. Esto resulta absolutamente coherente con la hipótesis de Freud según la cual los deslices verbales indican ansiedades que uno preferiría mantener ocultas a los ojos de los demás. Se podría esperar que los varones sexualmente ansiosos fueran los últimos en expresar su estado voluntariamente, pero parece ser que son los que tienen mayor probabilidad de hacerlo inconscientemente, a través de los deslices verbales.

Estos experimentos respaldan la idea de que la información que no tiene nada que ver con el mensaje que se pretende transmitir puede, no obstante, entorpecer la producción del mismo. ¿A qué se deberá esa interferencia? Nos servirá de gran ayuda cierta digresión sobre frases ambiguas inintencionadas. Una frase ambigua es una especie de juego de palabras no buscado, en el que a una emisión de señales le corresponden dos significados. Uno de ellos está relacionado con el mensaje querido; el otro significado guarda relación con otro pensamiento de la mente del hablante, un pensamiento que no se pretendía comunicar. Cierto colega del autor, después de leer un libro de recopilación de *graffiti* me hizo ver que "algunos de estos *graffiti* no están realmente en la pared". Tratábase de un comentario sobre su sensibilidad, no sobre su medio. Un vecino eligió una vez la expresión "¡Abajo las tuberías!" para tranquilizar a un niño que estaba martilleando la cañería.

TIPO	FRASE CLAVE	LAPSUS VERBAL
NIVEL DE FONEMA		
Anticipación	"flapped and trilled"	"trapped and trilled"
Perseveración	"mad dash"	"mad mash"
Inversión (error)	"Those shoes are cute."	"Those cues are shoot."
Sustitución	"blouse"	"brouse"
Adición	"oily"	"groily"
NIVEL DE PALABRA		
Inversión	"Come to the dinner table."	"Come to the table dinner."
Fusión	"blenging and merging"	"blerding"

3. ENTRE LOS TIPOS DE LAPSUS VERBAL se incluyen los que afectan a los fonemas y otros que trastocan palabras o las colapsan en una sola carente de sentido. En general, los lapsus tienden a conservar validez lingüística, de manera que las secuencias erróneas de fonemas siempre son, no obstante, secuencias que pueden darse en el idioma hablado. En este sentido, "Ropj" no constituye ningún lapsus típico.

A diferencia de los lapsus freudianos, las frases ambiguas no representan discordancia alguna entre lo que se dice y lo que se está pensando. No hay error en la emisión. Sin embargo, se sospecha que en los elementos concretos de la emisión inciden pensamientos que no se pretendía formaran parte del mensaje transmitido por el hablante. Las embarazosas frases ambiguas subrayan este punto. Consideremos la implicación inintencionada de la felicitación manifestada a un colega excesivamente grueso con ocasión de un ascenso: "¡Por fin has llegado a Fat [gordo] City!" De nuevo, la cuestión es si extraños pensamientos o emociones condicionan la selección del léxico. En el caso de las frases ambiguas, los experimentos de laboratorio apuntan hacia una respuesta afirmativa. Cuando se les pide a los sujetos, por ejemplo, que completen la frase "Los titulares de las revistas tienden a presentar frases ________" muestran la misma tendencia a decir "sensacionalistas", "imprecisas", o "irresponsables" que "escandalosas" ("shocking") –a menos que se les haya amenazado con la posibilidad de recibir una descarga eléctrica ("shock"), en cuyo caso la palabra "escandalosas" está muy lejos de ser la respuesta común.

La explicación más prometedora del modo en que se producen los lapsus freudianos y las frases ambiguas involuntarias se encuentra en las teorías que tuvieron su origen en la psicología cognitiva y se están ahora explorando en el campo de la inteligencia artificial. Estas teorías postulan la "activación generalizada" en el léxico. Se considera que el léxico se organiza de suerte tal que cada palabra almacenada se encuentra vinculada a palabras asociadas. Es de presumir que las exigencias semánticas (los significados) inherentes a un mensaje que se está leyendo para su emisión, sirvan para activar las asociaciones.

Es de presumir igualmente que esa activación se extienda a la manera de una reacción en cadena. Se da por supuesto que la intensidad de dicha activación se diluye y desaparece a medida que se extiende. (Existen ciertos datos preliminares que demuestran que la activación es más intensa en las asociaciones semánticas, menos intensa en los sonidos y más débil en las asociaciones gramaticales.) Más aún, se supone que, como los elementos léxicos pueden interrelacionarse, la activación puede volver a un elemento activado anteriormente en determinada secuencia. De este modo, dicho elemento puede acumular un nivel de activación que exceda el nivel de su activación original. De este modelo se infiere que las palabras pueden ser seleccionadas para su emisión de manera inconsciente. Esto es, el elemento léxico con activación final más elevada puede resultar seleccionado automáticamente.

Si modificamos el modelo de activación generalizada de manera que la activación léxica pueda surgir no solamente de los pensamientos que instigan una emisión sino también de pensamientos ajenos, conseguimos que dicho modelo abarque también las frases am-

biguas y los lapsus freudianos inconscientes. Es decir, un elemento léxico que acumule activación en un mensaje puede adquirir un mayor incremento a través de su asociación con un pensamiento ajeno y así acercarse más a la posición de elemento léxico seleccionado. Una vez oí a alguien señalar que "el discurso de Checkers aperreó a Richard Nixon a lo largo de toda su carrera". El involuntario juego de palabras surgió porque el discurso de marras es célebre por su estratégica referencia a Checkers, el perro de la familia Nixon. Es de presumir que se activaran múltiples elementos léxicos como verbos potenciales para esta observación, pero pensamientos secundarios acerca del discurso de Checkers habían dado activación extra a "aperrear", y así se seleccionó más o menos automáticamente.

Muchos deslices verbales admiten una explicación semejante. En una conversación que mantuve hace poco sobre whiskeys de maíz y centeno, uno de mis interlocutores habló del "Black Daniels", aludiendo al "Jack Daniels". La botella de esta marca tiene una etiqueta negra. Es de presumir que se activara el elemento léxico "black" (negro); por numerosas razones, al incluir sus similitudes fonológicas a "Jack" y quizá también a la palabra "bourbon" (whiskey de maíz y centeno), que destaca con intensidad el fonema *b*, gozara quizá de la activación final máxima y se seleccionara automáticamente. El mismo razonamiento puede aplicarse al divertido error de mi esposa cuando dice "scratch and still snickers" por "scratch-and-sniff stickers". Los "stickers" son unas barritas con sabor a chocolate, en tanto que "Snickers" es el nombre comercial de un conocido caramelo. Lapsus similares se han producido en nuestro trabajo con la inducción experimental de divertidos juegos de palabras, cuando a las parejas de palabras clave anteponíamos otras parejas semánticamente afines al error esperado. En este orden, hemos comprobado que la pareja clave "bad mud" es mucho más probable que provoque el error "mad bug" (bicho loco) si va precedida de algo conceptualmente similar (tal como "irate wasp" [avispa airada]) que si va precedida de algo conceptualmente irrelevante (tal como "Irene's watch" [el reloj de Irene]).

Hasta aquí he subrayado errores verbales en los que el entorpercimiento de la producción de un mensaje querido procede de elementos léxicos que, aunque activados, no se encuentran quizás entre los elementos considerados de cara al mensaje. Hay varios tipos de lapsus linguae en los que la alteración débese a elementos que compiten por introducirse en el mensaje. Este es sin más el caso de deslices en los que surgen dos sinónimos en una sola palabra, quizá una palabra sin sentido, como en "Ayúdame a cortar el follo". Una explicación satisfactoria para este tipo de lapsus es que el sistema de producción del habla empieza con una palabra, pero se pasa luego a otra. ¿Por qué no consiste el desliz en añadir a la primera parte de la palabra sustituida la sustitución entera, por ejemplo, "¿fpollo?". Quizá la razón estribe en que los fonemas se suceden en el lapsus

	FRASE CLAVE	LAPSUS VERBAL	FUENTE DE CONFLICTO
a	"¿Tú crees que necesitamos un libro *azul* para el examen?"	"Tú crees que necesitamos un libro *negro* para el examen?"	Dicho por un estudiante blanco a un compañero negro tras una clase de historia sobre el movimiento pro derechos civiles.
	"Es necesaria una unidad *orgánica*"	"Es necesaria una unidad *orgásmica*"	Dicho por un profesor a una atractiva alumna.
b	"Esta nueva *combinación* será un reto para John Deere".	"Esta nueva *combine* (máquina segadora y trituradora) será un reto para John Deere".	El sujeto era agente comercial de dos firmas conocidas, como John Deere, de manufactura de estas máquinas.
	"Seguro" (*Surely*)	"Shirley"	Respuesta a una pregunta sobre muñecas. La hablante tenía una muñeca nueva de Shirley Temple.
c	"chilly"	"frilly"	"chilly" *versus* "frigid"
	"runt"	"srunt"	"runt" *versus* "shrimp"
d	"moon rock"	"roon mock"	"moon rock" *versus* "rock"
	"weights"	"lates"	"weights" *versus* "lead weights"
e	"French and Spanish"	"Spench and Franish"	"French and Spanish" *versus* "Spanish and French"
	"done and said"	"sun and dead"	"done and said" *versus* "said and done"
f	"Cepíllate los dientes y haz tu cama"	"Cepíllate la cama y..."	"Cepíllate los dientes y haz tu cama" *versus* "Haz tu cama y cepíllate los dientes"
	"Que tengas buen viaje, y ten cuidado."	"Que tengas buen cuidado..."	"Que tengas buen viaje y ten cuidado" *versus* "Ten cuidado, y que tengas buen viaje"
g	"Listen to the honking geesse" (Escucha como graznan los gansos)	"Listen to the honking *geeses*"	"Listen to the honking gees" *versus* "Listen to the geese's honking".
	"Let's scramble those eggs" (Vamos a hacer un revuelto con esos huevos)	"Let's get scrambled those eggs"	"Let's scramble those eggs" *versus* "Let's get those eggs scrambled"

4. CONFLICTOS EN LA PRODUCCION DEL HABLA: pueden ser responsables de un número elevado de deslices verbales. En algunos lapsus (*a*), el conflicto se produce entre el mensaje que se está preparando para su emisión y un pensamiento ajeno al mensaje. En otros (*b*), ese pensamiento guarda relación con el mensaje, si bien no se pretendía emitirlo. Hay otro tipo de lapsus en los que el conflicto pone en juego dos palabras que compiten por su emisión (*c*), o viene marcado por la decisión de si modificar o no un sustantivo con un adjetivo (*d*), dos formas de ordenar palabras (*e*), o dos maneras de ordenar frases (*f*). Hay, por último, otro tipo más que puede surgir del conflicto presentado entre dos modos de expresar un mensaje en palabras (*g*), igualmente legítimos.

obedeciendo las reglas del idioma, que en este caso no permitiría esa combinación fonética al principio de palabra. Cuando se induce indecisión léxica en el laboratorio, los deslices verbales resultantes dependen de la viabilidad fonológica de los lapsus. Por ejemplo, la competición entre "taunt" y "mock" acaba en "tock", pero nunca en "tmock". Por otra parte, la competición entre "sob" y "weep" acaba en "sweep" tan a menudo como en "seep".

Lo mismo que algunos lapsus tienen su origen en la indecisión acerca de la selección de una palabra concreta, otros constituyen el resultado de indecisiones en torno a la secuencia final de las palabras de un mensaje. Uno de mis ejemplos favoritos es una frase que oí en un acto político celebrado en Columbus, Ohio, en 1979: el candidato era proclamado "tan americano como la tarta de madre y la manzanidad». Se puede apostar sin miedo a perder que el hablante, conscientemente o no, consideró si utilizar la fórmula "maternidad y tarta de manzana" o si decirlo en otro orden, "tarta de manzana y maternidad". El conflicto entre las dos opciones contribuyó al desliz.

Probablemente sea este mismo tipo de conflicto el responsable de errores divertidos como "tuchara y quenedor", que es de presumir obedezca a un conflicto entre "tenedor y cuchara" y "cuchara y tenedor", o "trayos y ruenos", que surge de una pugna entre "rayos y truenos" y "truenos y rayos". Los datos que respaldan esta explicación proceden de un estudio en el que variamos la técnica de provocación de errores. En lugar de limitarnos a un solo indicador (el sonido de un zumbido) para provocar la lectura en voz alta de la pareja clave, presentamos uno de los indicadores alternativos. Uno solicitaba del sujeto que pronunciara las palabras de la pareja en cuestión en el mismo orden que se le habían presentado, mientras que el otro señalaba que las palabras debían leerse en el orden inverso. Los sujetos que experimentaban el conflicto de elegir entre "green lime" o "lime green", por ejemplo, a menudo acababan diciendo "lean grime".

Hay muchas variaciones posibles en torno al esquema general de conflictos que dan lugar a lapsus linguae. No obstante, el más común parece ser el conflicto modificador, la indecisión sobre si incluir o no un adjetivo en una emisión. La frase "You didn't hear a thingle sing I said" podría ser producto de un conflicto entre "a thing" y "a single thing". "Soodle noup" podría surgir de "soup" ante "noodle soup". "Wed rid" podría surgir de "wig" ante "red wig". Así pues, muchos lapsus verbales que diríanse errores de tratamiento fonológico probablemente sean el resultado de conflictos, en un plano léxico, de la producción del habla, esto es, en el plano de la selección de palabras. De hecho, parece constituir un principio general que los deslices verbales en el ámbito de la organización lingüística obedezcan a conflictos entre unidades de un nivel superior. Así, ciertos experimentos han demostrado que el conflicto del orden en la frase, como la indecisión entre "Estaba vestida mientras se lavaba la cabeza" y "Se lavaba la cabeza mientras estaba vestida", puede ser la causa de errores de colocación de palabras: "Vestía su cabeza mientras se lavaba".

También resultan instructivos ciertos lapsus linguae raros; verbigracia: "Why did this be done?", "What could have I done with the check" o "Did he knew who you were?". Resultan excepcionales porque aquí el error es sintáctico, no léxico o fonológico. Una posible explicación para este tipo de lapsus es que las reglas sintácticas hayan fallado. Por ejemplo, la teoría lingüística contemporánea postula una serie de reglas en virtud de las cuales "Did he know who you were?" (¿Sabía él quién eras tú?) se deriva de la sentencia más básica "He knows who you are" (El sabe quién eres). Las reglas establecen el cambio de tiempo de "eres" a "eras" y de "sabe" a "sabía"; establecen la interrogación invirtiendo "El sabía" para producir "sabía él". Una mala aplicación neural de las reglas que rigen el tiempo verbal podría convertir el "knows" (sabe) en un "did knew" ("sabía", pero mal conjugado), y eso explicaría el lapsus [En inglés basta con poner en pasado el verbo auxiliar, en este caso "Did", pero nunca se duplica el pasado en el verbo principal; lo correcto sería "Did... know". N. del T.].

También podemos hacer uso de una explicación mucho más sencilla. Parte de la idea de que en lapsus como "Did he knew who you were?" hay dos construcciones legítimas pugnando, lo mismo que sucede en otros tipos de lapsus verbal. En este caso, las construcciones en pugna serían "Did he know you were?" y "He knew who you were". De modo similar, "Why did this be done?" (¿Por qué sucedió este sucedido?) podría resultar del conflicto

entre "Why did this happen?" (¿Por qué sucedió esto?) y "Why has this been done?" (¿Por qué ha sucedido esto?). Más aún, creo que cuando yo pregunté en una ocasión "Has the dog been eaten?" (¿Está comido el perro?), la pregunta surgía de un conflicto entre "Has the dog eaten?" (¿Ha comido el perro?) y "Has the dog been fed?" (¿Ha sido alimentado el perro?). Mis colegas y yo hemos provocado lapsus sintácticos exactamente iguales a estos ejemplos induciendo la competencia entre dos opciones sintácticamente válidas expuestas sobre la pantalla del terminal de una computadora.

Con respecto a los lapsus linguae de todo tipo hay que destacar que el error siempre tiende a ser una emisión lingüísticamente legítima en sí misma. Por ejemplo, los lapsus que forman palabras reales son mucho más comunes que los deslices que constituyen palabras carentes de sentido. ("Barn door" [puerta del granero] por "darn bore" [zurcido] es mucho más probable que "bart doard" [expresión sin sentido] por "dart board" [tablero de dardos]). Por la misma razón, predominan los lapsus sintácticamente legítimos sobre los sintácticamente anómalos. ("Did con" por "Kid Don" es mucho más probable que "did cared" por "kid dared"). Más aún, casi nunca se producen anomalías fonológicas ("fpollo" o "ropj"). ¿Por qué el sistema de producción del habla tiende siempre a producir emisiones legítimas? El significado de un error está ligado a una distorsión del mensaje deseado; ¿por qué entonces debe tener importancia si el error es lingüísticamente válido? La implicación es que el sistema de producción del habla contiene un mecanismo interno de protección automática contra las construcciones más anómalas.

Los investigadores se encuentran divididos en torno a la cuestión del modo de operación del mecanismo de protección. Unos sostienen que el léxico de activación generalizada en sí mismo aporta protección automática frente a emisiones anómalas. Como el léxico contiene sólo elementos válidos, no es probable que su activación interna origine otros nuevos y anómalos. En la medida en que los lapsus verbales surjan antes de la elección de los elementos del léxico, esta teoría resulta viable. La otra tendencia opina que ocurre un proceso de revisión después de la selección de los elementos del léxico, pero antes de la articulación. En otras palabras, se "edita" una emisión inminente cuidando su integridad lingüística. Esta idea también es viable, especialmente en la medida en que los lapsus linguae surjan una vez elegidos los elementos del léxico.

¿Cuál de las dos teorías explica mejor la forma en que el sistema de producción del habla obvía las emisiones anómalas? La cuestión no está decidida, pero muchos defensores de una idea o de la otra se están moviendo hacia el terreno de las posturas medias. En cualquier caso, está claro a partir del trabajo experimental con lapsus linguae que el sistema de producción del habla se ocupa más de su cometido que si una determinada emisión expresa el mensaje pretendido por el hablante. Actúa para garantizar de manera más general que las emisiones sean lingüísticamente válidas.

Otra cuestión sin decidir es si todos los lapsus naturales son producto de conflictos de opción entre mensajes. Nuestro trabajo experimental induce este tipo de conflictos y obtiene abundantes lapsus verbales, pero no descarta la posibilidad de otros tipos. De hecho, algunos lapsus naturales resultan difíciles de explicar en términos de conflictos de opción entre mensajes. Cuesta imaginar qué conflictos podrían haber conducido a deslices tales como "coregaty" (por "category"), "daygo plaints" (por "dayglo paints") y "checking cashes" (por "cashing checks"). Quizás encontráramos la explicación si supiéramos más acerca del contexto de cada uno de esos lapsus; o quizá no. Sin embargo, resulta obvio que merece la pena seguirle el rastro a la posibilidad de que algunos lapsus verbales tengan detrás fuentes no identificadas de interferencias cognitivas.

Algo que distingue al lenguaje humano de otras formas de comunicación biológica es el hecho de que el primero ofrece casi siempre una amplia gama de alternativas para la expresión de un mensaje. El hablante no necesita deliberar en torno a las elecciones posibles; la elección puede efectuarse bastante automáticamente y emitirse de manera impecable, todo ello en un instante. Los estudiosos del habla se encuentran lejos de conocer el proceso. Con vistas a adquirir un mayor dominio se puede aprovechar lo que parece ser un principio bastante general: la indecisión cognitiva en torno a formas alternativas para un mensaje da lugar a veces a un lapsus linguae. Inculcando la indecisión cognitiva, provocando deslices verbales y examinando las condiciones que preceden y facilitan dichos deslices, esperamos conocer mejor las singulares cualidades del habla humana.

Comportamiento cromosómico

Asegura el cumplimiento de tres funciones fundamentales: conservar, transmitir y expresar la información de los cromosomas. El propio comportamiento cromosómico se encuentra sometido a control genético

Juan-Ramón Lacadena

William Bateson llamó genética a la ciencia que estudia la herencia y la variación en los seres vivos. Disciplina que, en su propio desarrollo, se ha ido extendiendo y ramificando en múltiples especialidades. Así, en atención a los organismos objeto de estudio, tenemos la genética de virus, bacteriana, fúngica, humana; si se considera el plano de organización, genética molecular, mendeliana y de poblaciones; si importa el proceso, genética molecular, del desarrollo, evolutiva y otras. Ese amplio abanico produce una aparente disgregación que lleva a situaciones extremas en las que los especialistas de cada campo difícilmente pueden llegar a entenderse, a pesar de que todos ellos se definan a sí mismos como genéticos. Y es que, no obstante la diversificación, se mantiene un concepto unitario gracias a la unidad y universalidad de la genética como ciencia, siendo el material hereditario su denominador común. Por esa razón propuse una nueva definición de la genética: la ciencia que estudia el material hereditario bajo cualquier nivel o dimensión.

Por cromosoma entendemos aquí el material hereditario organizado. La estructura cromosómica ha adquirido una complejidad creciente con la evolución, pasando de simples moléculas desnudas de ácidos nucleicos (ADN o, en su caso, ARN como en algunos virus) en procariotas a asociaciones complejas de ácidos nucleicos con proteínas histónicas y no histónicas como componentes químicos mayoritarios en eucariotas. En esta definición, que propuse en 1981, quedan comprendidas no sólo los cromosomas propios de cualquier organismo, sino también los elementos genéticos adicionales presentes en las células procariotas, como son los plásmidos, o el ADN de orgánulos citoplásmicos, como son las mitocondrias y los cloroplastos (ADNmt y ADNcl).

La citogenética surgió como una ciencia híbrida de la citología y la genética, heredando de la primera los aspectos cualitativos, físicos y descriptivos y, de la segunda, los aspectos cuantitativos y fisiológicos. Cuando en 1900 Hugo De Vries, Carl Correns y Eric von Tschermak redescubren las leyes de Mendel (así llamadas en honor de Gregor Mendel), los conocimientos sobre el comportamiento cromosómico en mitosis y meiosis estaban lo suficientemente adelantados como para comprender que los cromosomas podían constituir la base física sobre la que situar los abstractos "factores hereditarios" mendelianos, más tarde llamados genes por Wilhelm Ludwig Johannsen. Sutton mostraba, en 1902, el significado de la división reductora.

Las investigaciones de Sutton, junto con las de Boveri sobre la meiosis, constituyen la base citológica de la teoría genética, dando lugar al nacimiento de la llamada teoría cromosómica de la herencia, posteriormente desarrollada gracias, sobre todo, a los trabajos de Thomas H. Morgan llevados a cabo en la mosca del vinagre, *Drosophila melanogaster*. Dicha teoría sostiene que los genes están situados sobre los cromosomas, su ordenación sobre los mismos es lineal (grupos de ligamiento), y, por último, que al fenómeno genético de la recombinación le corresponde un fenómeno citológico de intercambio de segmentos cromosómicos homólogos producido por "sobrecruzamiento".

Una constante en biología es el binomio estructura-función: cuando existe una cierta estructura es para realizar una determinada función y, recíprocamente, para desempeñar cierta función es necesaria una estructura determinada. Dado que los cromosomas son el material hereditario organizado, resulta obvio que su función esencial sea conservar, transmitir y expresar la información genética que contienen. Por tanto, de acuerdo con el binomio fundamental, los cromosomas deben tener una organización estructural y un comportamiento citológico que aseguren las mencionadas funciones.

La organización del cromosoma eucariótico puede analizarse desde tres enfoques: estructura química, estructura interna y estructura externa. Desde el punto de vista químico, los componentes mayoritarios son ADN, histonas, ARN y proteínas no histonas. El ADN y las histonas constituyen una desoxirribonucleoproteína que se puede separar del resto de los componentes cromosómicos por tratamiento con cloruro sódico 1M, constituyendo del 60 por ciento al 90 por ciento de la masa total. El ADN y las histonas están en proporciones equivalentes en peso. El análisis de la estructura química del cromosoma eucariota puede llevarse a cabo bajo dos aspectos: el de la cromatina y el de la organización del ADN en secuencias únicas o repetidas. Aquí nos referiremos sólo a la primera.

El término cromatina remite a la organización molecular del cromosoma. Algunos autores consideran la cromatina como el conjunto complejo de ADN, histonas, proteínas no histonas y ARN presentes en los núcleos interfásicos; para otros, sin embargo, sería exclusivamente la asociación del ADN y las histonas formando una estructura molecular definida, los llamados nucleosomas. Hay incluso quienes piensan que ni el ARN ni las proteínas no histonas son componentes estructurales del cromosoma; el ARN detectado, por ejemplo, no sería más que un ARN naciente, producto de la transcripción; o las proteínas no histonas aisladas tendrían un papel enzimático o regulador más que estructural. Aunque ambas situaciones pueden darse en cierta medida, cada vez se van acumulando nuevas pruebas experimentales en favor de un cierto papel estructural auténtico, tanto de las proteínas no histonas como del ARN.

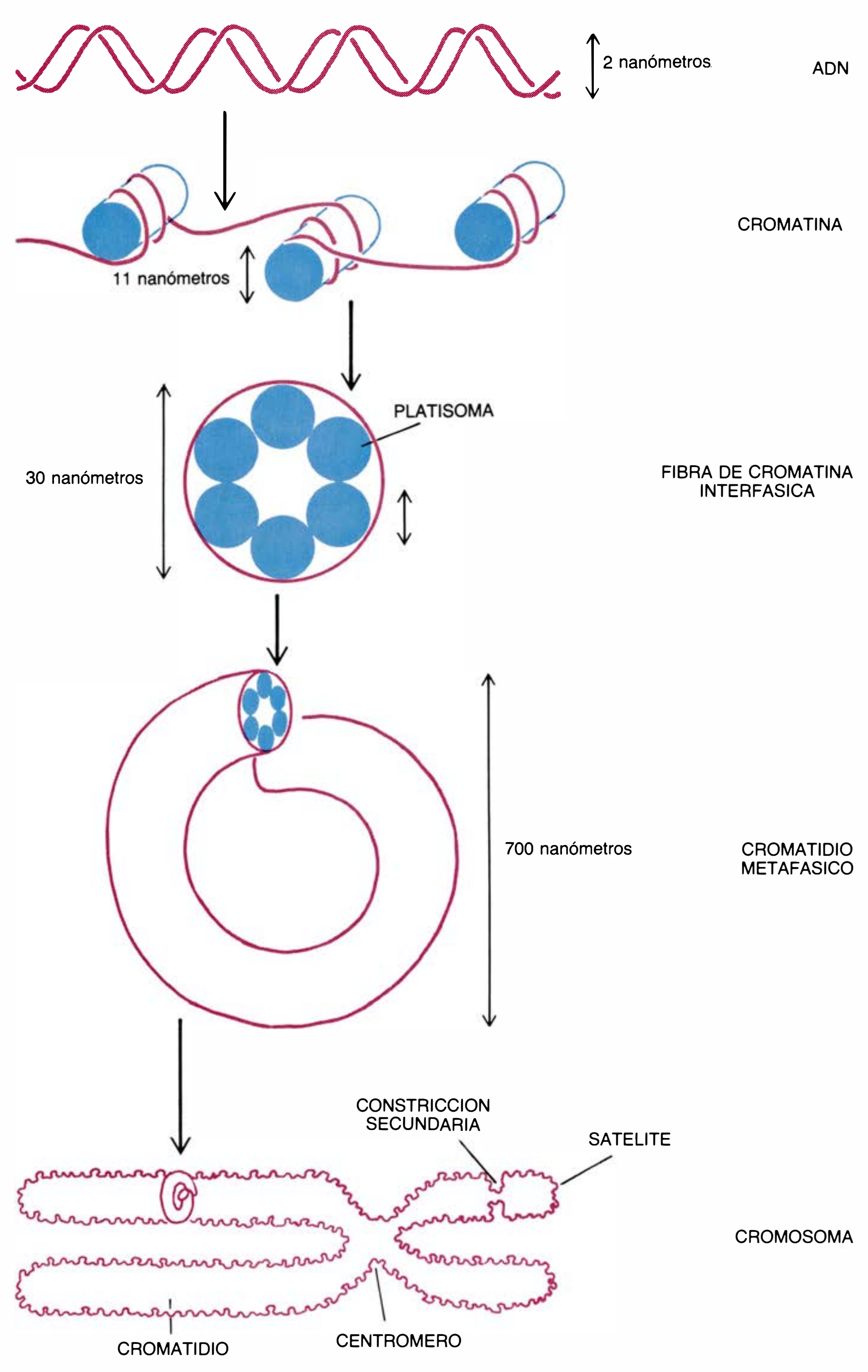
Las histonas que componen la cromatina son de cinco clases, que se representan por H1, H2A, H2B, H3 y



1. EL CROMOSOMA –el material hereditario organizado– tiene la triple función de conservar, transmitir y expresar la información genética que contiene. El proceso de división celular asegura la conservación idéntica de la información genética de una célula a las dos células hijas. (Sutton y Boveri establecieron la base citológica de la genética.) En la fotografía se muestran diversos estadios del ciclo celular en un corte histológico de un meristemo radicular de *Vicia faba*.

H4. Se caracterizan por su elevado contenido total en lisina y arginina (20-30 por ciento), aunque sus proporciones relativas son variables (20:1 a 0,7:1). Su conservadurismo evolutivo es enorme, especialmente las fracciones H3 y H4, en las que las velocidades de cambio evolutivo (medido como número de cambios ocurridos en 100 aminoácidos cada 100 millones de años) son 0,1 y 0,06, respectivamente. Por ejemplo, las histonas H4 de la cromatina de guisante y de ternera no difieren más que en dos aminoácidos de los 102 que componen las respectivas proteínas, a pesar de la distancia evolutiva de ambas especies. Conservadurismo evolutivo que se comprende si recordamos que las histonas y el ADN deben interaccionar para formar la estructura nucleosomal.

Un nucleosoma está formado por dos componentes: la médula o núcleo ("core") y el ligador ("linker"). El primero está formado por el octámero $[H2A.H2B.H3.H4]_2$ en interacción con una longitud fija de molécula de ADN bicatenario (140 pares de bases) que rodea al núcleo histónico dando una vuelta y tres cuartos. La conformación de la médula del nucleosoma se asemeja a un tronco de cilindro recto de unos 11 nanómetros de diámetro y 4,5 y 5,5 nanómetros de generatrices denominado platisoma. (Un nanómetro es la milmillonésima parte del metro.) Por el contrario, el ligador tiene una longitud variable de ADN (desde poco más de una docena a más de 100 pares de bases, con unas 60 por término medio) y está directamente relacionado con la fracción histónica H1. Desde el punto de vista genético es fundamental considerar la estructura nucleosomal de la cromatina bajo un aspecto dinámico-funcional que permita armonizar el modelo molecular estructural con los fenómenos de replicación, transcripción, recombinación y reparación.



2. ORGANIZACION del material hereditario eucariótico. Incluye varios niveles: la molécula lineal de ADN, portadora de la información, la estructura nucleosomal de la cromatina constituida por la interacción del ADN con las histonas, y su sucesiva espiralización para formar la fibra de cromatina y el cromatidio.

¿Cómo relacionar la cromatina, unidad estructural molecular, con el cromosoma, que es estructura citológica? La estructura nucleosomal no es rígida, sino que puede adaptarse a las conformaciones de la cromatina. Tal es el caso de los solenoides de 20-30 nanómetros de diámetro, que constituyen la fibra cromatínica en los núcleos interfásicos, y de los supersolenoides de hasta 400-600 nanómetros de diámetro correspondientes a los cromatidios de los cromosomas metafásicos, que explicamos en seguida. Estos enrollamientos sucesivos suponen una compactación del ADN en tres niveles: en el nucleosoma (con una relación de compactación de 7 a 1), en la cromatina interfásica (relación de compactación 42:1) y en el cromosoma metafásico (relación de compactación 7000:1). Los primeros niveles de compactación se atribuyen a la interacción entre el ADN y la fracción histónica H1, así como a ciertas proteínas no histonas denominadas genéricamente HMG (grupo de alta movilidad electroforética), asociadas con los nucleosomas en proporción de 1 molécula HMG por cada 15 nucleosomas.

La descripción del cromosoma eucariótico suele corresponderse con la metafase mitótica. El cromosoma metafásico está formado por dos cromatidios idénticos en su morfología y en la información genética contenida en su ADN. Se denominan cromatidios hermanos y cada uno constituye la última unidad indivisible del cromosoma, desde el punto de vista citogenético. Es decir, en el dominio molecular el cromatidio es una molécula lineal de ADN bicatenario que recorre de forma continua de un extremo a otro. El extremo se denomina telómero.

Los cromatidios presentan un diámetro constante a lo largo de toda su longitud, salvo en las zonas de constricción, como el centrómero y otras secundarias. En ningún caso la presencia de constricciones implica una discontinuidad del ADN (cromatina) a lo largo del cromatidio. Durante la mitosis el centrómero se convierte en la estructura responsable de la segregación anafásica gracias a la reacción de los cinetocoros que contiene con las fibras del huso mitótico. En la anafase mitótica cada cromatidio hermano emigra a un polo distinto de la célula, mientras que en la anafase de la primera división meiótica los dos cromatidios emigran juntos al mismo polo.

El centrómero da a cada cromosoma una morfología característica al dividirlo en dos brazos, que pueden ser iguales, desiguales o que sólo tenga un brazo. El tamaño total de un cromosoma y la posición del centrómero permiten asignarle los valores de longitud relativa (longitud del cromosoma en relación a la suma de las longitudes de todos los cromosomas del juego haploide) y de índice centromérico (longitud del brazo corto en relación a la longitud total del cromosoma).

Entre las constricciones secundarias merece especial atención la región organizadora nucleolar (NOR) presente en algunos cromosomas. Esta zona cromosómica está constituida por un nicho de copias de genes ADNr que codifican para el ARN ribosómico (ARNr). El número de cromosomas organizadores nucleolares de cada célula varía de unas especies a otras; habrá por lo menos uno, pues de lo contrario no se produciría la síntesis proteica al no poder sintetizarse los ribosomas, la maquinaria fundamental para realizar la lectura de los ARN mensajeros durante el proceso de traducción.

Puesto que los cromosomas sufren profundas modificaciones morfológicas a lo largo del ciclo celular, al hacer referencia al tamaño cromosómico se considera su magnitud durante la metafase mitótica. Se suponen largos aquellos cromosomas que miden de 10 a 30 micrómetros; cortos, cuando no alcanzan los cinco micrómetros; normales, entre cinco y diez. Las monocotiledóneas en el reino vegetal y los anfibios y ortópteros en el animal, por citar dos ejemplos, tienen cromosomas largos, mientras que las dicotiledóneas, las algas y los hongos y la mayoría de los animales los tienen cortos.

¿Qué decir del número de cromosomas? En las especies diploides la dotación cromosómica de las células somáticas está formada por dos juegos

MUTACIONES NO RELACIONADAS CON LA CITODIFERENCIACION		MUTACIONES RELACIONADAS CON LA CITODIFERENCIACION
EN INTERFASE	Modificación de la duración de la interfase	ENDORREDUPLICACION
	Bloqueo de la interfase	
	Haplocromosomas	REDUCCION SOMATICA
EN MITOSIS	Grado de espiralización	
	Retardo en la segregación anafásica	
	Antiplastia	DISMINUCION CROMOSOMICA
	Eliminación cromosómica	
	Anomalías en el aparato mitótico	ELIMINACION CROMOSOMICA
EN MEIOSIS	Apareamiento (asinapsis y apareamiento homeólogo)	
	Sobrecruzamiento (frecuencia, terminalización y localización de los quiasmas, interacciones interespecíficas y errores en el sobrecruzamiento	TROQUELADO
	Coorientación (multivalentes)	SEGREGACION PREFERENCIAL
	Segregación (neocentrómeros, centrómero difuso y segregación preferencial)	
	Segunda división meiótica (mutaciones que la impiden)	CARIOCENESIS SIN CITOCINESIS

3. CAUSAS GENETICAS que modifican el comportamiento cromosómico. Como esquematiza la tabla, son muchas y de diversa índole. Además, existen razones citoplasmáticas que influyen en el comportamiento, así la aloplasmia, y motivos ambientales, ya internos al individuo o externos al mismo.

iguales (complementos haploides) de cromosomas; es decir, el número cromosómico ($2n$) de una especie constituye su complemento cromosómico formado por n parejas de cromosomas. Cada pareja constituye un par de cromosomas homólogos. Éstos contienen los mismos loci –es decir, la información genética para los mismos caracteres–, pero no significa que tengan las mismas secuencias de bases en su ADN, puesto que la heterocigosis génica en un locus implica diferencias en el ADN correspondiente. La homología de los cromosomas asegura su apareamiento durante la profase de la primera división meiótica.

El mayor o menor número de cromosomas de una especie no tiene relación directa con su puesto en la escala evolutiva. Incluso se han encontrado especies estrechamente emparentadas que, sin embargo, tienen números cromosómicos muy dispares. Tal es el caso de dos especies de cérvidos del género *Muntiacus: M. reevesi*, con $2n=46$ cromosomas, y *M. muntjak*, con $2n=6$.

Para que los cromosomas realicen su función es preciso que tengan una estructura (que acabamos de resumir) y un comportamiento determinados. El comportamiento cromosómico se podría definir como el conjunto de cambios fisiológicos, estructurales y dinámicos por los que atraviesan los cromosomas durante el ciclo celular, tanto en la línea somática como en la línea germinal. Los cambios abarcan las fases dinámicas de los ciclos celulares respectivos (mitosis y meiosis) y los períodos de interfase.

Al dividirse, la célula transmite idéntica información genética a las dos células hijas: se conserva la información. La división celular abarca dos fenómenos distintos e independientes: la mitosis o cariocinesis y la citocinesis. Por el primero se produce el reparto equitativo de la información genética del núcleo de la célula madre a los dos núcleos hijos, mientras que el segundo proceso separa los citoplasmas de las células hermanas haciéndolas independientes. Ambos procesos, que ocurren de forma sucesiva, poseen controles independientes.

El ciclo cromosómico en una población celular somática en activa división se inicia con un período de interfase seguido de la mitosis. En la interfase cabe distinguir tres períodos sucesivos: G_1, S y G_2. En un núcleo recién entrado en la interfase (G_1), los cromosomas están constituidos por un solo cromatidio procedente de la segregación anafásica y telofásica de la mitosis anterior. Puesto que el cromatidio es la unidad citogenética indivisible, se requiere que, para que se produzca una nueva división del núcleo, haya una previa transformación del cromosoma y conste así de dos cromatidios. Ese proceso de reproducción cromatídica ocurre durante el período S de la interfase.

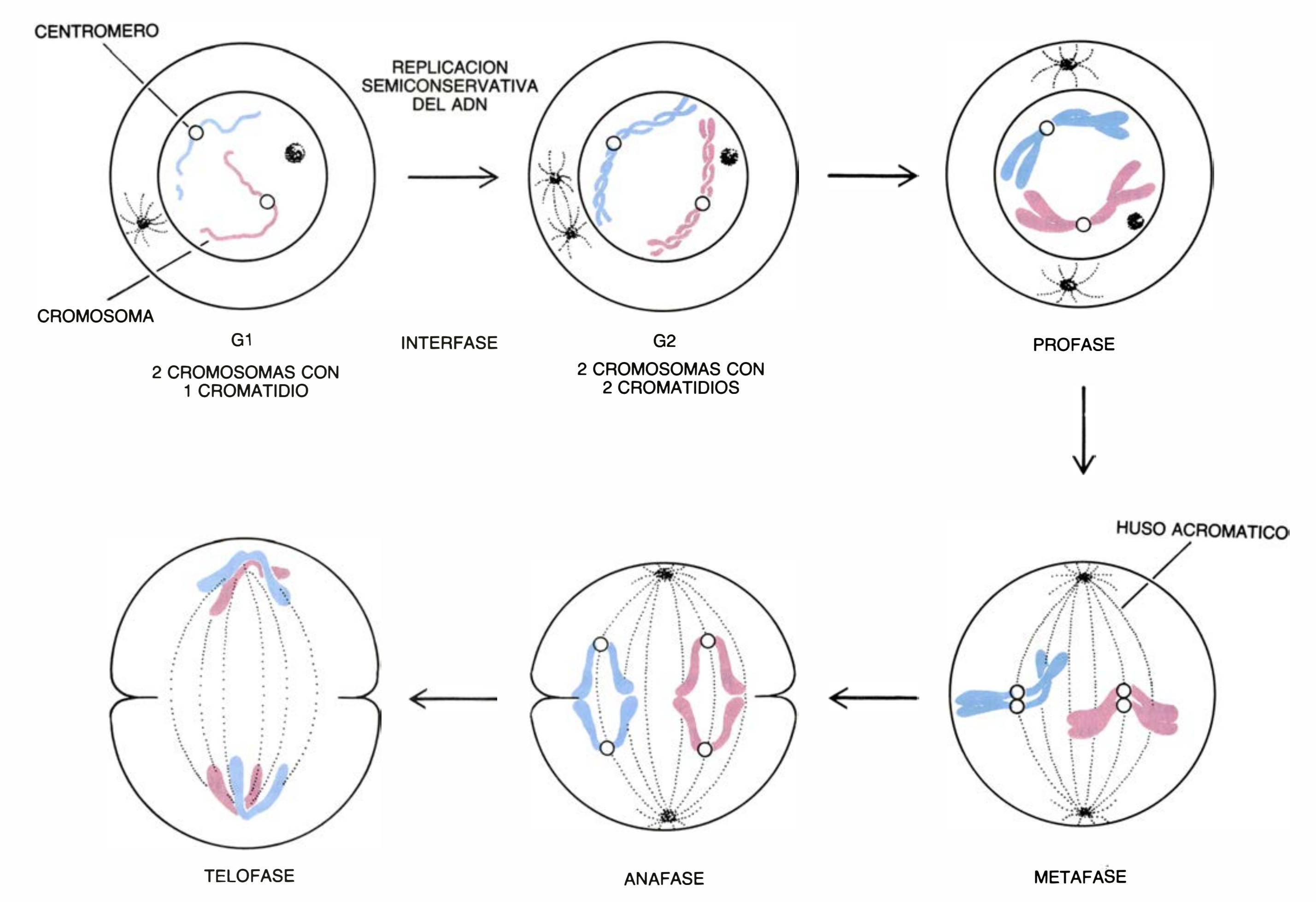
J. Herbert Taylor y colaboradores,

de la Universidad de Columbia, demostraron en 1957 que la reproducción cromatídica se ajustaba al modelo semiconservativo que James D. Watson y Francis Crick habían propuesto como modelo de replicación del ADN. A partir de entonces se identificó el cromatidio como estructura citológica con la molécula lineal bicatenaria de ADN. Por ello, la replicación semiconservativa del ADN da lugar en la reproducción cromatídica a un cromosoma con dos cromatidios hermanos, idénticos desde el punto de vista molecular.

Tras un período de tiempo más o menos largo (período G_2) el núcleo constituido por $2n$ cromosomas de dos cromatidios entra en división (mitosis). Concluida la profase con la desaparición del nucleolo y la membrana nuclear y con la condensación de la cromatina, los cromosomas se congregan en la metafase ya totalmente compactados en la placa ecuatorial. Al producirse la inserción de los microtúbulos del aparato mitótico en los cinetocoros centroméricos, acontece en la anafase la segregación anfitélica y la posterior emigración de los cromatidios de cada cromosoma hacia cada centro de atracción en polos celulares opuestos. Al concluir la telofase y reconstruirse la membrana nuclear quedan formados dos núcleos hijos con $2n$ cromatidios cada uno. Se producirá luego la separación de los citoplasmas y consiguiente independización de las células hermanas formadas. Los núcleos de las nuevas células entran en nuevo período G_1, cerrando así el ciclo.

La función cromosómica de transmisión de la información genética alude al proceso de reproducción sexual por el que el nuevo individuo recibe una información que lo caracteriza como perteneciente a la misma especie biológica que sus padres. La reproducción sexual implica dos fenómenos genéticos esenciales: la reducción cromosómica, necesaria para mantener el número cromosómico de la especie, y la recombinación genética, que permite explotar al máximo la variabilidad genética producida por la mutación como fuente primaria de variación. Ambos sucesos ocurren durante la meiosis dentro del proceso de la gametogénesis. La meiosis se desarrolla en dos divisiones celulares, llamadas primera y segunda, que dan lugar a los productos meióticos (normalmente cuatro o uno según se trate de machos o hembras, respectivamente, tanto en plantas como en animales superiores) a partir de los cuales se originarán los gametos.

Los procesos meióticos fundamentales ocurren durante la primera división. Son los siguientes: apareamiento de los cromosomas homólogos, sobrecruzamiento ("crossing-over"), coorientación y segregación cromosómica. Los tres primeros procesos tienen lugar durante la profase de la primera división meiótica (Profase I). Terminada ésta, los cromosomas homólogos completan la coorientación de sus centrómeros en Metafase I, produciéndose la segregación sintélica en la Anafase I, de manera que emigran a cada polo ***n*** cromosomas que pueden llevar cromatidios recombinados. Tras la Telofase I se reconstruyen la membrana nuclear y el nucleolo y se separan las dos células hijas, siendo portadoras cada una de ellas de una dotación cromosómica haploide (n).



4. DIVISION CELULAR, constituida por los fenómenos independientes de división del núcleo (mitosis) y del citoplasma (citocinesis); es el mecanismo citogenético que asegura la conservación de la información genética en las células de un organismo pluricelular a partir de la célula inicial única o cigoto. Mediante la replicación semiconservativa aquí mostrada, tiene lugar la reproducción cromatídica: el cromosoma en estado de un cromatidio se transforma en dos cromatidios genéticamente idénticos que, al separarse en la anafase y telofase mitóticas, da lugar a dos núcleos hijos con la misma información genética.

	CROMOSOMAS HOMOLOGOS	CROMOSOMAS HOMEOLOGOS	CROMOSOMAS NO RELACIONADOS GENETICAMENTE
ASOCIACION MEIOTICA	Requerimiento previo al apareamiento	Alosíndesis Asociación secundaria de bivalentes	Metafases radiales de miocitos secundarios
ASOCIACION SOMATICA	Prueba indirecta: sobrecruzamiento somático Pruebas directas: metafases en dípteros, radiales y dispersas	Metafases dispersas	Prueba indirecta: intercambios cromosómicos. Pruebas directas: ordenación extremo a extremo y metafase dispersas

5. PRUEBAS CITOGENETICAS en favor de la existencia de la organización supracromosómica. Los cromosomas son de tres tipos: homólogos, que son genéticamente idénticos en cuanto son portadores de los mismos *loci*, homeólogos, distintos de los anteriores y cuya equivalencia genética se debe a poseer un origen evolutivo común, y los que no guardan ninguna relación genética entre sí (*derecha*).

Tras un período de interfase de duración variable, en el que no hay síntesis de ADN, se inicia la segunda división meiótica que consiste en una mitosis normal. En resumen, como consecuencia de las dos divisiones celulares, durante el proceso meiótico se originan (en el sexo masculino de plantas y animales superiores) cuatro productos meióticos de n cromatidios cada uno a partir de una célula que después del período de síntesis premeiótica tenía $2n$ cromosomas en estado de dos cromatidios. En la última interfase premeiótica no se replica el 100 por cien del ADN, sino que una pequeña proporción, en torno a una centésima parte, lo hace durante la Profase I en el estadio de cigotena. Este ADN sintetizado (ADN zig) parece tener relación con el apareamiento de cromosomas homólogos, como demostraron Stern y colaboradores, de la Universidad de California en La Jolla, quienes también demostraron la ocurrencia de una síntesis de ADN durante el estadio de paquitena de tal Profase I. La síntesis de este ADN (ADN-*P*) es de tipo reparador (no replicativo) y parece tener relación con el fenómeno de sobrecruzamiento.

La formación de los gametos puede ser un simple proceso de maduración y transformación, así en los animales superiores, o puede requerir un proceso más complejo, como es la formación de los gametofitos (grano de polen y saco embrionario) en las angiospermas. Los gametos contienen una dotación haploide (n) y son portadores de nuevas combinaciones genéticas.

¿Cómo realizan los cromosomas eucarióticos la expresión de la información genética que contienen? Normalmente, la expresión génica –es decir, la transcripción– se produce durante la interfase, que es el estadio más refractario para el estudio citogenético convencional. Una excepción a esta regla la constituyen los cromosomas politénicos. El estudio de los *puffs* (que son abultamientos producidos por la desespiralización del ADN, la síntesis del ARN y la acumulación de proteínas), especialmente en dípteros, ha permitido analizar la expresión génica en eucariotas. Otra manifestación cromosómica especial para el estudio de la actividad génica en eucariotas la constituyen los cromosomas "plumosos", típicos de los oocitos de los anfibios. Son cromosomas diploténicos que se caracterizan por la enorme actividad genética que desarrollan.

Parece lógico pensar que la repetición exacta de un patrón de comportamiento cromosómico en cada mitosis o en cada meiosis no sea producto del azar, sino de una regulación genética que controla dichos procesos. Hay, además, controles independientes que regulan las diferentes fases de la mitosis y de la meiosis. En esta problemática es necesario disponer de alternativas en la manifestación del carácter. El análisis de tales situaciones nos dirá si el carácter estudiado está o no bajo control genético y cuál es la importancia que las variaciones ambientales puedan tener en la manifestación del mismo.

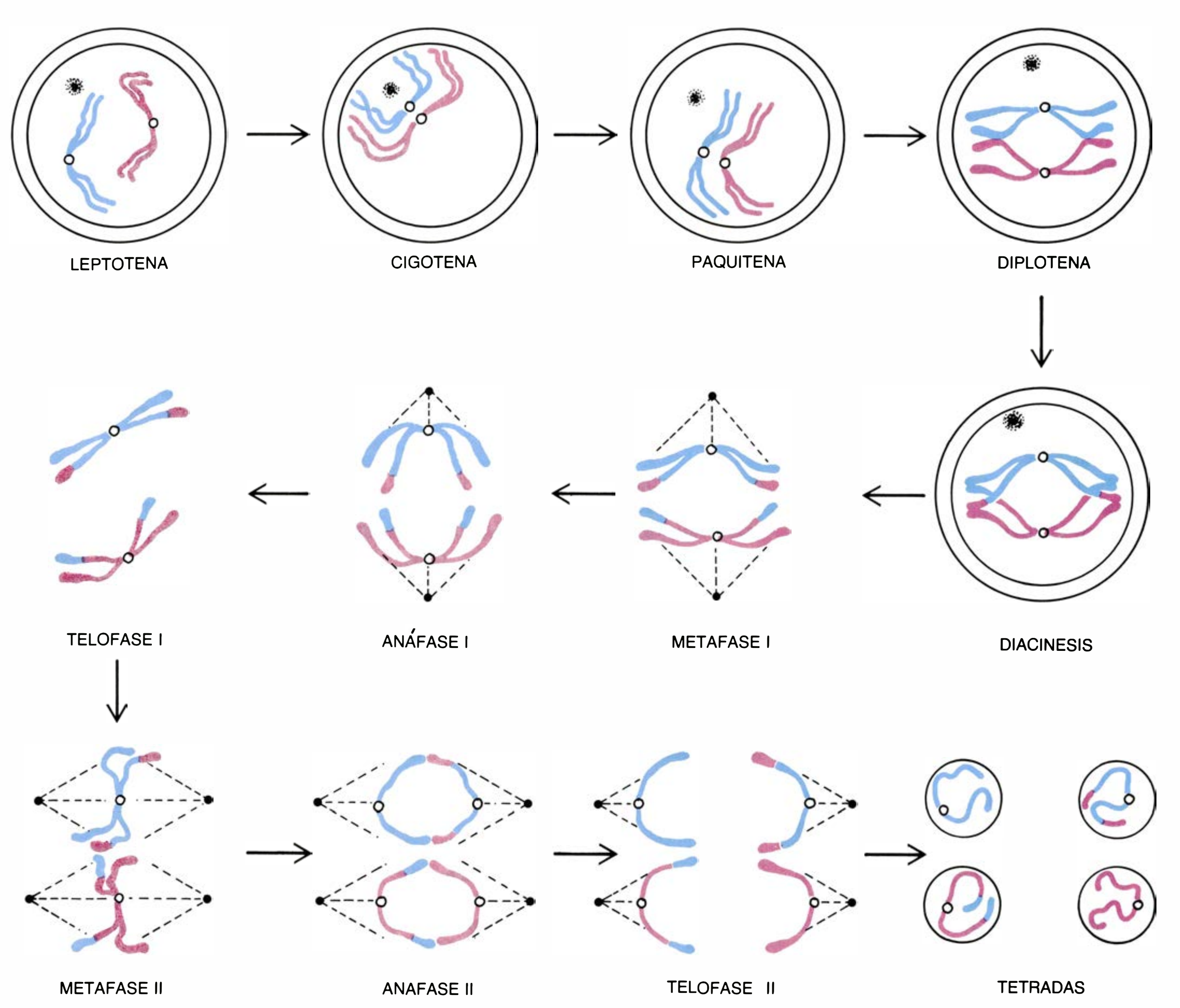
Las causas que pueden modificar el comportamiento cromosómico son: genéticas (mutaciones que afectan al comportamiento de los cromosomas en interfase, mitosis o meiosis pero no están relacionadas con procesos de diferenciación celular; mecanismos de citodiferenciación que se producen por un comportamiento anómalo de los cromosomas), citoplásmicas (cuando el citoplasma influye a través de algún tipo de moléculas informativas) y ambientales.

¿Existe orden en la organización genética de los organismos o, por el contrario, la información genética está distribuida al azar dentro del genoma? Dicho en otras palabras, ¿se da alguna relación entre las diferentes funciones genéticas y la localización sobre los cromosomas de los genes que las determinan? ¿Hay alguna relación espacial entre las posiciones que los cromosomas ocupan en el núcleo de las células eucarióticas?

Hay pruebas experimentales que responden afirmativamente las cuestiones abiertas. Por ejemplo, la organización genética del genoma en los fagos es una manifestación del binomio estructura-función. En el fago *T* 7 de *Escherichia coli*, el cromosoma está constituido por una molécula lineal bicatenaria de ADN de unos 12 micrometros de longitud. El genoma vírico puede considerarse dividido en tres nichos de genes –que se corresponden con tres segmentos consecutivos del cromosoma– que codifican para productos que reflejan el ciclo infectivo del virus. Así, los tres segmentos consecutivos corresponden a tres clases transcripcionales de genes (tempranos, medios y tardíos) implicados, respectivamente, en funciones relacionadas con la iniciación de la infección, la replicación del ADN vírico y la formación de nuevas partículas de fagos y la lisis o destrucción de la bacteria. Es decir, en la organización del cromosoma del fago *T* 7 hay una relación evidente entre estructura (organización del genoma) y función (ciclo infectivo).

En bacterias se conocen también situaciones análogas. Así podría citarse la organización de los operones, que incluyen genes estructurales que codifican para enzimas implicadas en una determinada ruta metabólica. Por ejemplo, los operones *lac, trp* e *his* incluyen tres, cinco y nueve genes estructurales, respectivamente. No sólo esto. Los operones bacterianos ofrecen señales de cierta organización. En *Klebsiella pneumoniae* el denominado sistema genético *nif* de fijación del nitrógeno está constituido por un nicho de 17 genes, por lo menos, que pertenecen a siete u ocho operones. En *Pseudomonas putida*, 14 operones que codifican para enzimas implicadas en funciones degradativas están congregados en una región concreta del cromosoma bacteriano que supone un 10 por ciento del mismo. La probabilidad de que esta situación ocurriera por azar es pequeñísima.

La mayor complejidad de los organismos eucariotas hace más difícil el análisis del genoma. Sin embargo, se pueden citar algunos ejemplos representativos de la relación estructura-fun-



6. LA MEIOSIS es el mecanismo citogenético por el que los cromosomas cumplen su función en la transmisión de la información genética de padres a hijos. Desde el punto de vista genético, los fenómenos fundamentales que se producen durante el proceso meiótico son la reducción cromosómica, por la que los gametos reciben un solo juego haploide de cromosomas, y la recombinación genética, producida por el fenómeno del sobrecruzamiento que ocurre en paquitena, por la que los cromosomas de los gametos de un individuo pueden llevar nuevas combinaciones de genes a partir de los genotipos de sus parentales.

ción. Tal es el caso de los nichos de genes que codifican para las cinco clases de histonas descritas en numerosos organismos o los complejos genéticos de histocompatibilidad principal, como son el sistema HLA humano o el H-2 del ratón. Particularmente llamativos resultan los complejos génicos que controlan el desarrollo segmentado de *Drosophila melanogaster*. Por ejemplo, el análisis del complejo *bithorax* (*BX-C*) pone de manifiesto que está subdividido en tres genes (*ultra bithorax, abdominal-A* y *abdominal-B*) tales que cada uno de ellos desempeñe un papel principal en un dominio particular del cuerpo, donde es requerido para determinar el patrón correcto de segmentación. Es decir, en este caso, la organización genética se corresponde, incluso, con el fenotipo de desarrollo segmentado del insecto. En resumen, parece evidente que tanto en procariotas como en eucariotas existe cierta organización de la información genética en relación con las funciones codificadas.

¿Existe una organización supracromosómica? La aproximación al problema citogenético puede realizarse analizando el comportamiento de los cromosomas homólogos, de los homeólogos (cromosomas genéticamente equivalentes por tener un origen evolutivo común) o de los que no están genéticamente relacionados.

La dificultad del análisis citogenético de la asociación somática estriba en que la distribución metafásica de los cromosomas observada en las preparaciones citológicas puede no reflejar su disposición espacial en la célula viva.

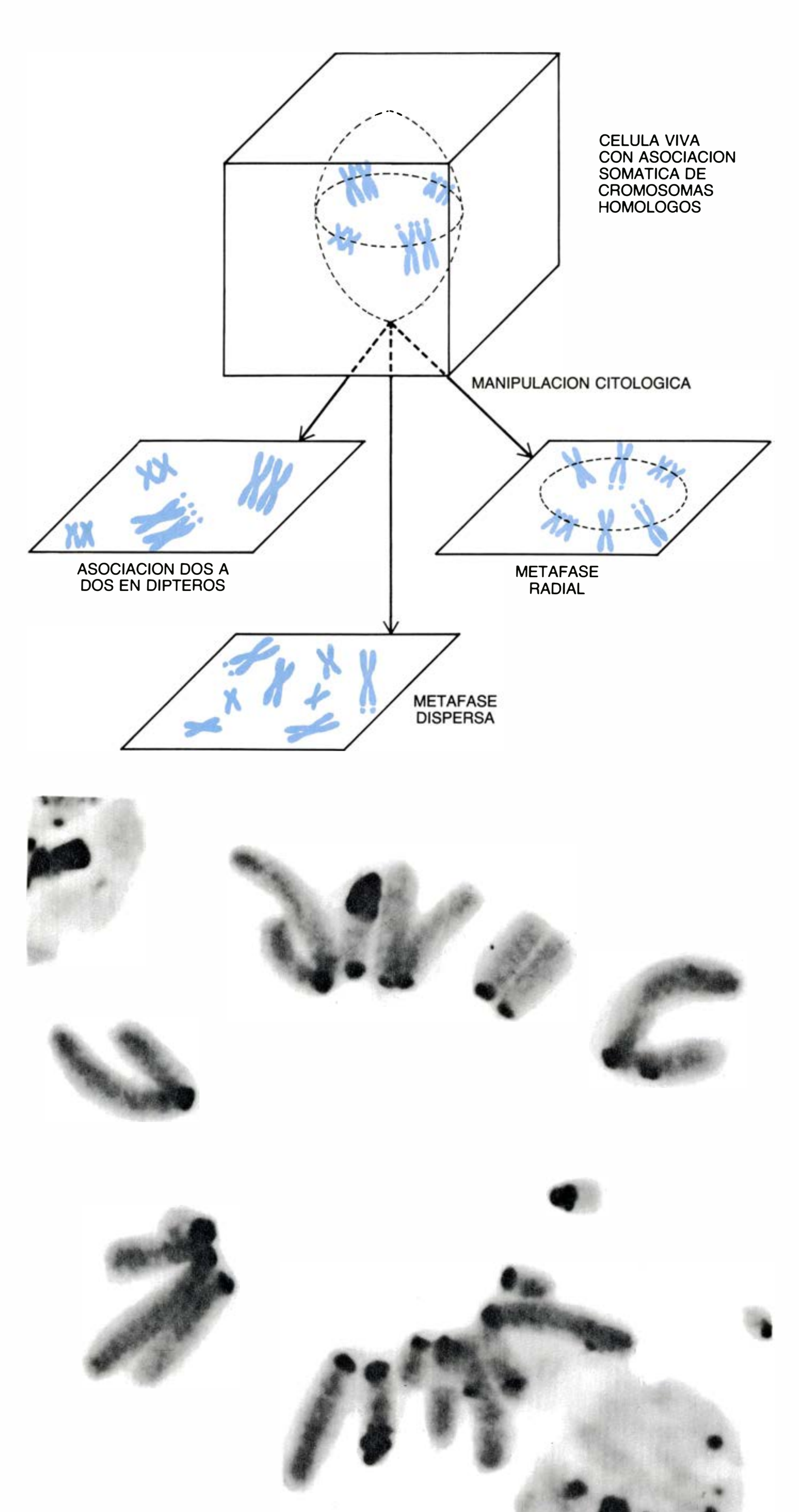
En investigaciones realizadas en colaboración con Esther Ferrer y Bartolomé Jódar hemos demostrado la existencia de asociación somática de cromosomas homólogos en placas metafásicas radiales en plantas (varias especies del género *Crepis: C. capillaris*, 2n=6, *C. taraxicifolia*, 2n=8 y *C. rubra*, 2n=10) y en animales (saltamontes, *Euchorthippus pulvinatus gallicus*). En un principio, la ordenación cromosómica de las placas metafásicas radiales se analizó cuantitativamente utilizando dos procedimientos estadísticos distintos: *a*) cuantificando la asociación de cada par de homólogos por el número de cromosomas interpuestos entre ambos (0, 1, 2,... *n*21), y *b*) cuantificando el grado de asociación global de cada célula por el número de parejas de cromosomas homólogos que aparecían asociados (0, 1, 2, ..., *n*), independientemente de cuáles fueran las parejas asociadas. Se demostró que la or-

denación de los cromosomas homólogos sobre el anillo metafásico ecuatorial no se ajustaba al azar. Además, los resultados obtenidos sugerían una asociación somática.

En 1979, Jódar desarrolló un modelo probabilístico para analizar la ordenación cromosómica en metafases radiales con los mismos dos criterios anteriores: número de cromosomas interpuestos entre una pareja determinada de homólogos y número total de pares asociados por célula. Las hipótesis del modelo eran las siguientes: 1) en la metafase de la célula viva los cromosomas homólogos están agrupados por parejas y están distribuidos al azar sobre el anillo de la placa ecuatorial; 2) el modelo sólo se aplica a aquellas células en las que la distorsión producida por la manipulación citológica no ha perturbado la disposición circular de los cromosomas, aunque puedan alterarse sus disposiciones relativas; 3) para un conjunto definido y homogéneo de los factores que afectan a la preparación (especie, tipo de célula, técnica citológica, factor humano y otros) se postulaba la existencia de una probabilidad p de ruptura (separación) de cada pareja de homólogos. Esta probabilidad se supone la misma para cualquier pareja; 4) los dos cromosomas de un par afectado por la ruptura se distribuyen al azar e independientemente sobre el anillo ecuatorial así distorsionado.

Jódar calculó las probabilidades P_i y Q_i de que en una metafase radial con $2n$ cromosomas (n pares de homólogos) hubiera i cromosomas interpuestos entre un par de homólogos determinado o un total de i parejas asociadas, respectivamente. Los valores P_i y Q_i son funciones polinómicas en p de grado n.

Tal como se define p en el modelo, no se le puede atribuir *a priori* valor alguno. En cada experiencia el valor p depende de numerosas variables imposibles de precisar; por ello, el valor de p ha de ser estimado *a posteriori* en cada caso concreto a partir de los datos experimentales obtenidos. Para este cálculo puede utilizarse cualquiera de los métodos estadísticos de estimación (máxima verosimilitud, momentos, mínimos cuadrados, etc.). Una vez obtenida la estima de p se calculan los valores P_i y Q_i, con lo que quedarán definidas las distribuciones teóricas en ambos criterios de cuantificación, que podrán ser así comparadas con las distribuciones observadas. Importa señalar aquí que para el valor de $p=1$, las distribuciones teóricas coinciden con las que cabría obtener en una ordenación cromosómica circular al azar.



7. PARTIENDO DEL supuesto de que en la célula viva los cromosomas homólogos están asociados, sin embargo el análisis citogenético de la asociación somática puede estar dificultado porque sus posiciones relativas originales pueden ser distorsionadas por las manipulaciones del material biológico. El grado de distorsión puede ser mínimo (así en los dípteros, fotografía inferior, en los que los cromosomas homólogos se mantienen asociados dos a dos) o máximo cuando los cromosomas se dispersan por la superficie del portaobjetos como consecuencia de la técnica utilizada (choque hipotónico o aplastamiento). Una situación intermedia para estudiar la existencia o no de asociación somática son las placas metafásicas radiales.

	ESPECIE O COMBINACION HIBRIDA	CONSTITUCION GENOMICA Y CROMOSOMICA	NUMERO DE AG-NOR EN METAFASE	CROMOSOMAS ACTIVOS	NUMERO MAXIMO DE NUCLEOLOS EN INTERFASE
ANFIPLASTIA NATURAL	*Triticum*				
	turgidum durum	AABB	4	6B>1B	4
	dicoccoides	AABB	4	6B>1B	4
	aestivum	AABBDD	4-6	6B>1B>>5D	6
	compactum	AABBDD	4	6B>1B>>5D	5
	spelta	AABBDD	4	6B>1B>>5D	5
	Aegilops				
	umbellulata	UU	4	G>D	4
	comosa	MM	2-4	E>F	4
	uniaristata	M^uM^u (UnUn)	2	C	2
	caudata	CC	4	A>C	4
	squarrosa	DD	2	B	2
	speltoides	SS (BB)	2-4	DyE	4
	longissima	S^1S^l	4	EyF	4
	sharonensis	$S^{sh}S^{sh}$	4	DyE	4
	bicornis	S^bS^b	4	CyE	4
	ovata	UUM^oM^o	4	U (G)>U (D)	4
	columnaris	UUM^cM^c	4-5	U (G)>U (D)>>M^c (E)	6
	biuncialis	UUM^bM^b	4-6	U (G)>U (D)>>M^b (E)	6
	variabilis	UUS^vS^v	4	U (G)>U (D)	4
	triuncialis	UUCC	4	U (G)>>U (D)	4
	cylindrica	CCDD	4	C (A)>>C (C)	4
	ventricosa	DDM^vM^v	2	M^v (C)	2
	crassa 4x	$DDM^{cr}M^{cr}$	4	M^{cr} (C)>>D (B)	4
	triaristata 6x	$UUM^tM^tM^{t2}M^{t2}$	6	U (G)>>U (D)>>$M^{tót}2$	6
	crassa 6x	$DDD^2D^2M^{cr}M^{cr}$	6	M^{cr} (E)>M^{cr} (F)=D^2	6
	juvenalis	$DDUUM^jM^j$	4-6	U (G)>U (D)>>M^j (E)	6
ANFIPLASTIA ARTIFICIAL	Trigo duro				
	Triticum turgidum durum	AABB	4	6B>1B	4
	Centeno				
	Secale cereale	RR	2	1R	2
	Triticale hexaploide	AABBRR	4	6B>1B	4
	Trigo blando				
	Triticum aestivum	AABBDD	4-6	6B>1B>>5D	6
	Centeno				
	Secale cereale	RR	2	1R	2
	Hibrido	ABDR	2-3	6B>1B>>5D	3
	Triticale octoploide	AABBDDRR	4-6	6B>1B>>5D	6
	Derivados trigo-centeno				
	Líneas de adición				
	T. aestivum-1R	AABBDD+1R1R	4	6B>1B>>5D	6
	Triticale 6x × centeno 2x	ABRR	2	6B>1B>>¿1A-5A?	3
	Triticale 6x × centeno 4x	ABRRR	2	6B>1B>>¿1A-5A?	3
	Centeno tetraploide (4x)	RRRR	4	1R	4

8. ANALISIS mediante tinción argéntica de la actividad y competencia de las regiones organizadoras del nucléolo en *Triticeae*, en situaciones naturales (anfiplastia natural) o artificiales (antiplastia artificial). Por el término anfiplastia se designa los cambios morfológicos que ocurren en los cromosomas del híbrido

El modelo de Jódar fue aplicado tanto a nuestros datos experimentales como a los obtenidos por otros grupos de investigación, llegando a la conclusión de que el modelo probabilístico era correcto desde el punto de vista citogenético. En consecuencia, como la hipótesis de trabajo partía del supuesto de que los cromosomas homólogos estaban juntos en el anillo metafásico ecuatorial de la célula viva, se infiere la existencia real de la asociación somática de cromosomas homólogos.

La asociación secundaria se define como la distribución no al azar de los bivalentes sobre el anillo ecuatorial de la metafase de la primera división meiótica.

Especies alopoliploides son aquellas en las que el complemento cromosómico está formado por varios *genomios* distintos. El genomio constituye un juego básico de cromosomas perteneciente a alguna especie diploide viva o extinta. Si los genomios presentes en el alopoliploide proceden de especies evolutivamente afines, entonces sus cromosomas pueden ser *homeólogos* al provenir de un cromosoma ancestral común. En consecuencia, podría ocurrir que esa equivalencia genética funcional de los cromosomas homeólogos se manifestara en una cierta proximidad espacial.

Al principio de la década de los sesenta, Riley y Kempanna, en Cambridge, demuestran la asociación secundaria de bivalentes homeólogos en el trigo panadero, *Triticum aestivum*, que es una especie alohexaploide. Unos años más tarde, en 1969, realicé en colaboración con María Jesús Puertas un estudio sobre la asociación secundaria de bivalentes en otra especie alohexaploide también perteneciente a las *Triticeae*, la especie *Aegilops triaristata*. Utilizando el criterio cuantitativo de medir la distancia entre bivalentes homeólogos por el número de bivalentes interpuestos (criterio que diez años más tarde utilizamos para medir la asociación somática de cromosomas homólogos), pudimos demostrar la ocurrencia de la asociación secundaria. Ya entonces interpretamos la relación entre la identidad o equivalencia genética funcional de los cromosomas homólogos u homeólogos, respectivamente, con su proximidad en la disposición espacial de la célula.

Una vez demostrada la existencia de una cierta ordenación espacial entre los cromosomas homólogos y homeólogos en relación con la información genética contenida, la siguiente etapa en nuestro estudio fue abordar la cuestión de si existía alguna ordenación específica entre los cromosomas que componen el juego haploide de un organismo. De hecho ya existen algunas observaciones experimentales realizadas por otros autores que apoyan esta hipótesis. Nuestra aproximación al problema –en colaboración de nuevo con Jódar y Ferrer– consistió en utilizar un material que consideramos idóneo para este tipo de estudios: meiocitos secundarios del saltamontes, *Euchorthippus pulvinatus gallicus*. Estas células presentan la doble ventaja de que son haploides, y por tanto sólo tienen un juego cromosómico, y, en segundo lugar, porque sus placas metafásicas se mantienen radia-

	ESPECIE O COMBINACION HIBRIDA	CONSTITUCION GENOMICA Y CROMOSOMICA	NUMERO DE AG-NOR EN METAFASE	CROMOSOMAS ACTIVOS	NUMERO MAXIMO DE NUCLEOLOS EN INTERFASE
ANFIPLASTIA ARTIFICIAL	Trigo 4x	AABB	4	6B>1B	4
	Aegilops ventricosa	DDM^{v}M^v	2	M^v (C)	2
	centeno, *Secale cereale*	RR	2	1R	2
	Anfiploides				
	Ae. ventricosa-T. turgidum	AABBDDM^{v}M^v	6	6B>1B=M^v (C)	6
	Ae. ventricosa-T. dicoccum	AABBDDM^{v}M^v	6	6B>1B=M^v (C)	6
	Ae. ventricosa-T. aethiopicum	AABBDDM^{v}M^v	6	6B>1B=M^v (C)	6
	Ae. ventricosa-S. cereale	DDM^{v}M^{v}RR	2	M^v (C)	2
	Trigo blando, *T. aestivum*	AABBDD	4	6B>1B>>5D	6
	cebada, *Hordeum vulgare*	H^{v}H^v	4	6H^v>5H^v	4
	Líneas de adición				
	T. aestivum-2H^v	AABBDD+2H^{v}2H^v	4	6B>1B>>5D	6
	T. aestivum-3H^v	AABBDD+3H^{v}3H^v	4	6B>1B>>5D	6
	T. aestivum-4H^v	AABBDD+4H^{v}4H^v	4	6B>1B>>5D	6
	T. aestivum-5H^v	AABBDD+5H^{v}5H^v	6	6B>1B=5H^v>>5D	8
	T. aestivum-6H^v	AABBDD+6H^{v}6H^v	6	6H^v>6B>1B>>5D	7
	T. aestivum-7H^v	AABBDD+7H^{v}7H^v	4	6B>1B>>5D	6
	Trigo blando, *T. aestivum*	AABBDD	4	6B>1B>>5D	6
	Agropyron elongatum	EE	4	6E>5E	4
	Anfiploide *T. aestivum-A. elongatum*	AABBDDEE	4-8	6B>1B=6E>5E>>5D	10
	Líneas de adición				
	T. aestivum-1E	AABBDD+1E1E	4	6B>1B>>5D	6
	T. aestivum-2E	AABBDD+2E2E	4	6B>1B>>5D	6
	T. aestivum-3E	AABBDD+3E3E	4	6B>1B>>5D	6
	T. aestivum-5E	AABBDD+5E5E	4	6B>1B>>5D	6
	T. aestivum-6E	AABBDD+6E6E	4-6	6B>1B=6E>>5D	7
	T. aestivum-7E	AABBDD+7E7E	4	6B>1B>>5E=5D	7
	Trigo blando, *T. aestivum*	AABBDD	4	6B>1B>>5D	6
	Aegilops umbellulata	UU	4	G>D	4
	Líneas de adición				
	T. aestivum +AA	AABBDD+U (A) U (A)	4	6B>1B>>5D	5
	T. aestivum +BB	AABBDD+U (B) U (B)	4-6	6B>1B>5D	6
	T. aestivum +CC	AABBDD+U (C) U (C)	4	6B>1B>>5D	6
	T. aestivum +DD	AABBDD+U (D) Y (D)	2-3	U (D)>>6B>1B>>5D	7
	T. aestivum +EE	AABBDD+U (E) U (E)	3	1B>6B>>5D	6
	T. aestivum +FF	AABBDD+U (F) U (F)	4	6B>1B>>5D	5
	T. aestivum +GG	AABBDD+U (G) U (G)	2-3	U (G)>6B>1B>>5D	6
	Centeno, *S. cereale*	RR	2	1R	2
	Ae. variabilis	UUS^{v}S^v	4	U (G)>U (D)	4
	Ae. triuncialis	UUCC	4	U (G)>U (D)	4
	Híbridos				
	Ae. variabilis-S. cereale	US^{v}R	2	U (G)>U (D)>>¿S^v?	3
	Ae. triuncialis-S. cereale	UCR	2	U (G)>U (D)>>¿C?	3

interespecífico. En el presente contexto se refiere al cromosoma organizador nucleolar. Los métodos de tinción argéntica que permiten teñir diferencialmente las NOR fueron desarrollados, para animales, por Goodpasture, Bloom y Howell. Hizume y Sato los adaptaron a los cromosomas de origen vegetal.

les en una gran proporción de las preparaciones citológicas. Pudimos inferir, como hipótesis *a posteriori*, una ordenación cromosómica determinada como la más probable en células.

La alopoliploidía es un mecanismo citogenético evolutivo ampliamente extendido en el reino vegetal. Las *Triticeae* atravesaron un primer proceso de evolución divergente, en el que a partir de un genomio ancestral *G* constituido por 7 cromosomas de una especie diploide ancestral (*GG*, 2n=14), se diversificaron nuevos genomios (*A, B, D, C, U, M, R, H*, etcétera) que constituyeron la dotación cromosómica de otras especies diploides (*AA, BB*, ..., todas ellas con 2*n*=14). En una segunda etapa de evolución convergente se produjo la formación de especies alotetraploides (2*n*=28) y alohexaploides (2*n*=42) por hibridación interespecífica y duplicación cromosómica.

En el género *Triticum* existen trigos diploides, como la escaña o escanda menor *T. monococum* (*AA*, 2*n*=14), tetraploides, como el trigo duro o semolero *T. turgidum durum* (*AABB*, 2*n*=28) y hexaploides, como el trigo blando o panadero *T. aestivum* (*AABBDD*, 2*n*=42). Aunque existe aún mucha controversia citogenética al respecto, aceptamos, para simplificar, que el genomio *B* procede de *Aegilops speltoides* (o de alguna otra forma afín a ella de la sección *Sitopsis*) y el genoma *D* de *Ae. squarrosa*.

Dado el origen evolutivo de los genomios *A, B* y *D* resulta obvio que en la década de los sesenta Ernst R. Sears, de la Agricultural Experiment Station, Missouri, pudiera agrupar los 21 cromosomas del juego haploide de *T. aestivum* en 7 grupos (1, 2, ..., 7), tales que cada uno estaba constituido por tres cromosomas genéticamente equivalentes, pertenecientes a cada uno de los genomios *A, B* y *D*. La equivalencia genética era atribuible a su origen evolutivo común a partir de un cromosoma determinado del genomio ancestral *G*. A cada uno de los siete grupos los llamó grupos de homeología por estar constituidos por cromosomas homeólogos. Desde entonces, los cromosomas del trigo se denominan por su grupo de homeología y genomio (1*A*, 1*B*, 1*D*, ..., 7*A*, 7*B*, 7*D*).

Los cruzamientos entre las tres especies diploides admitidas como ancestrales de los trigos actuales producen híbridos interespecíficos con las combinaciones genómicas *AB, AD* y *BD*, en las que el análisis meiótico en Metafase I muestra un valor medio de unos 3 bivalentes, con valores máximos hasta de 7 bivalentes. Los cromosomas homeólogos mantienen, pues, una afinidad citológica que les permite aparear en la meiosis de los híbridos.

Ante esta afinidad citológica, junto con la equivalencia genética, resulta sorprendente el comportamiento meiótico de los trigos tetraploides y hexaploides ya que forman regularmente 14 bivalentes (7 bivalentes correspondientes al genomio *A* y otros 7 al *B*) y 21 bivalentes (7 del *A*, 7 del *B* y 7 del *D*), respectivamente. Es el fenómeno conocido como diploidización de los trigos poliploides.

¿A qué se debe ese aislamiento meiótico de los cromosomas homeólogos? Los trabajos de Sears y colaboradores y los del grupo que dirigía Ralph Riley, en el Plant Breeding Institute de Cambridge, Gran Bretaña, realizados desde 1957 hasta 1967, demostraron que era debido a un sistema genético localizado en el cromosoma 5B (el *sistema 5B*, posteriormente atribuido al gen *Ph* localizado en su brazo largo), de tal manera que en ausencia del cromosoma 5B el apareamiento meiótico no queda restringido al de cromosomas homólogos, sino que también los homeólogos pueden aparear entre sí y pudiendo formar multivalentes.

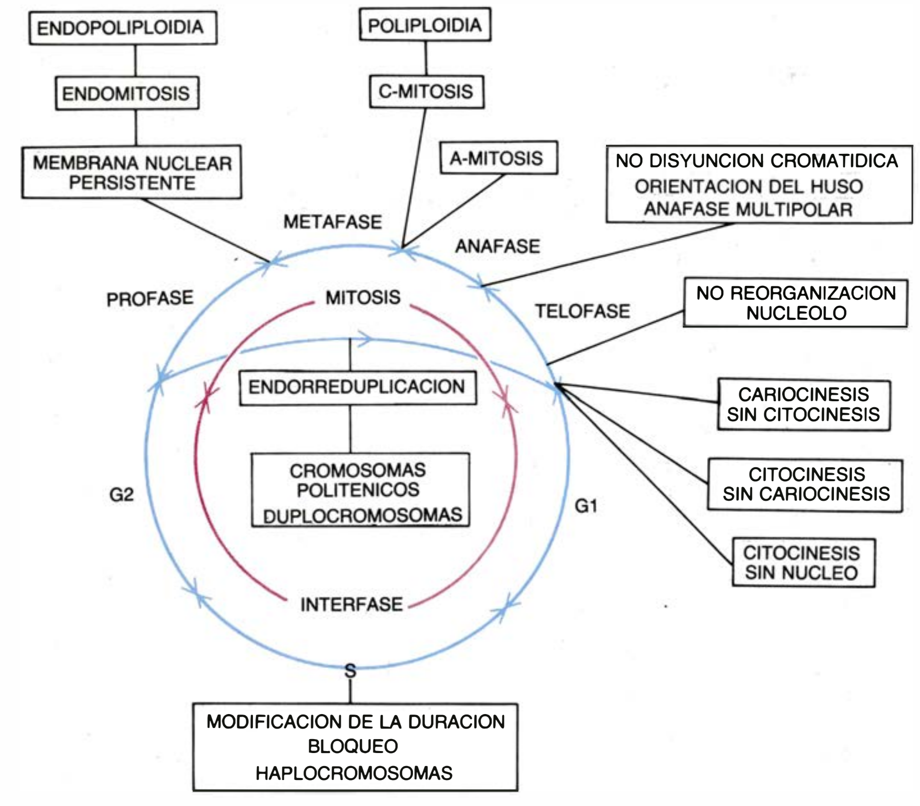
Mi aportación personal en este campo de investigación la inicié en 1967, cuando estaba en la Estación Experimental de Aula Dei, y la continué en colaboración con Aurora Azpiazu en Madrid en 1968.

Al hacer cruzamientos entre plantas de trigo, *T. aestivum*, monosómicas para el cromosoma 5B y plantas de otras especies como el centeno (*Secale cereale*), *Aegilops columnaris, Ae. ovata* y *Ae. cylindrica* obtuvimos híbridos interespecíficos con el cromosoma 5B presente o ausente según que hubiera sido transmitido o no por los gametos del parental trigo. En el primer caso, el apareamiento meiótico casi no existe; pues dada la constitución cromosómica de los híbridos, el cromosoma 5B presente impide el apareamiento homeólogo. En cambio, en los híbridos interespecíficos en los que está ausente el cromosoma 5B, el análisis meiótico en Metafase I muestra el apareamiento homeólogo, pudiendo formarse no sólo bivalentes sino también multivalentes. Cuantificando el grado de apareamiento meiótico global como la proporción de complemento cromosómico apareado y comparando en cada tipo de híbrido los valores correspondientes a plantas con el cromosoma 5B ausente y presente medimos la eficacia del sistema 5B. Resultó ser de un incremento en el apareamiento meiótico global del 34 por ciento, 50 por ciento, 32 por ciento y 13 por ciento para las combinaciones híbridas trigo-centeno, trigo-*Ae. columnaris*, trigo-*Ae. ovata* y trigo-*Ae. cylindrica*, respectivamente. El apareamiento entre cromosomas homeólogos manifiesta su proximidad espacial en el núcleo.

Una ulterior investigación en esta línea de trabajo fue la realizada hacia 1980 en colaboración con Concepción Romero. Decidimos investigar si los cromosomas accesorios del centeno podían interaccionar con los sistemas genéticos que controlan el apareamiento meiótico en el trigo, donde, además del cromosoma 5B, intervienen los otros dos cromosomas del grupo de homeología 5 (cromosomas 5A y 5D) y los del grupo de homeología 3 (cromosomas 3A, 3B y 3D).

El diseño experimental consistió en cruzar plantas de trigo, *T. aestivum*, monosómicas para cada uno de los cromosomas implicados en el control meiótico (es decir, mono-5A, mono-5B, ..., mono-3D) con plantas de centeno portadoras de cromosomas accesorios. El análisis meiótico comparativo entre plantas $2n=27$ (ausente el cromosoma crítico) y $2n=27+2$ cromosomas accesorios de la descendencia de cada cruzamiento nos permitió concluir que los cromosomas accesorios realizan el papel del cromosoma de trigo ausente en el híbrido. Es decir, cuando faltaba un cromosoma de efecto global supresor (5B, 3A o 3D), los cromosomas accesorios suprimían el apareamiento homeólogo; por el contrario, cuando faltaba un cromosoma de efecto global promotor (3B, 5A o 5D) los cromosomas accesorios promovían el apareamiento homeólogo. Estos resultados demuestran que la influencia de los cromosomas accesorios sobre el apareamiento meiótico de los cromosomas del complemento normal depende en gran medida del genotipo celular.

Con Carmen Cuadrado y C. Romero, estamos analizando el papel de los cromosomas accesorios del centeno sobre el apareamiento homeólogo de los del trigo cuando en los híbridos interespecíficos correspondientes falta uno u otro de los brazos de los cromosomas de los grupos de homeología 3 y 5. Los datos obtenidos ratifican las conclusiones antes mencionadas.



9. EL COMPORTAMIENTO cromosómico tiene unas pautas normales que pueden ser modificadas por causas génicas, citoplásmicas o ambientales como se indicaba en la figura 3. En el presente esquema se señalan los diferentes tipos de variaciones que pueden presentarse a lo largo del ciclo de división celular.

Es sabido que en los NOR, que constituyen la constricción secundaria de los cromosomas satelizados o cromosomas SAT, se acumulan los nichos de genes ADNr, que codifican para el ARN ribosómico.

En citogenética se llama anfiplastia a los cambios morfológicos que ocurren en los cromosomas del híbrido interespecífico en relación con la que tenían en las especies parentales; si los cambios afectan a cromosomas individuales, el fenómeno se denomina anfiplastia parcial.

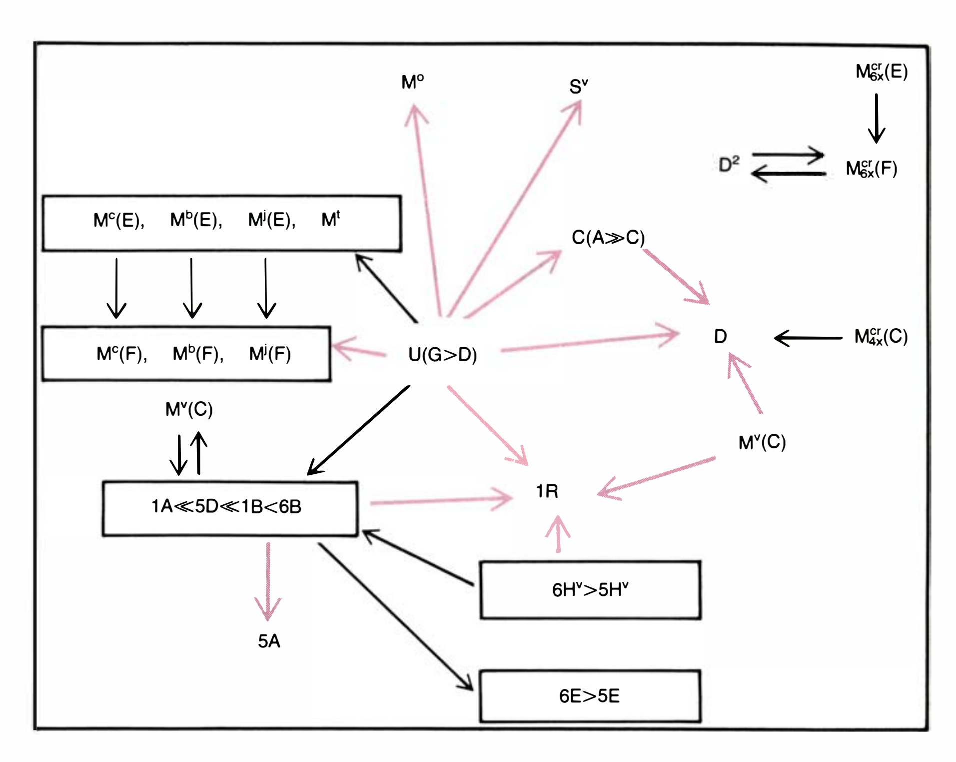
A partir de 1975 se desarrollaron en Estados Unidos (Goodpasture y Bloom, en Houston, Texas y Howell en Birmingham, Alabama) métodos de tinción argéntica que permitían teñir diferencialmente las regiones organizadoras nucleolares (*Ag-NOR*) de cromosomas animales y más tarde, en 1980, Hizume, Sato y colaboradores adaptaban la técnica argéntica para NOR, en cromosomas de plantas. Los

Ag-NOR coinciden con las regiones en las que se produce la hibridación *in situ* con ARNr marcado radiactivamente, y puesto que, por un lado, el tamaño de los Ag-NORs está correlacionado positivamente con la cantidad de marcaje radiactivo en dichos experimentos de hibridación *in situ* y, por otro lado, se ha demostrado que la reacción positiva de la tinción argéntica en cromosomas metafásicos es un indicador de la actividad de los genes ADNr durante la interfase precedente, se infiere la utilidad del método argéntico para visualizar la funcionalidad de los genes ADNr con microscopía óptica convencional.

En 1983, María del Carmen Cermeño, Juan Orellana, Juan Luis Santos y el autor decidieron abordar el problema de la anfiplastia –como expresión de la competencia en la organización nucleolar– en un grupo de plantas como son las *Triticeae* que podían resultar idóneas por su evolución alopoliploide y la posibilidad de obtener nuevas combinaciones interespecíficas, así como sus anfiploides correspondientes y derivados como líneas cromosómicas de adición o de sustitución. Para analizar el problema citogenético era también requisito indispensable disponer de una técnica que permitiera diferenciar los distintos cromosomas del complemento cromosómico. Dado el material que pretendíamos manejar, la técnica de bandeo C modificada en el propio departamento de genética por Giráldez, Cermeño y Orellana en 1979 resultó adecuada.

Teníamos, pues, los tres elementos que constituyen la regla de oro de la investigación: un reto (el análisis citogenético de la actividad de la región organizadora nucleolar), el material biológico idóneo y las técnicas adecuadas.

El planteamiento citológico experimental es el siguiente. Se empieza por analizar una misma célula metafásica en contraste de fase para observar los cromosomas SAT con los NOR respectivos y mediante una técnica de bandeo identificar el cromosoma de que se trata. Luego, se analiza otra célula mediante contraste de fase y tinción con plata. Con este segundo análisis lo que se demuestra es que siempre que se observa la constricción secundaria en los cromosomas SAT por contraste de fase, aparece el correspondiente Ag-NOR con la tinción argéntica. Además, se observa que cuanto mayor es la constricción secundaria del cromosoma SAT tanto mayor es el Ag-NOR, habiendo una coincidencia perfecta entre la región heteropicnótica negativa (ópticamente vacía) del NOR observado mediante contraste de fase y el Ag-NOR. En virtud de esta doble comparación se puede saber cuántos NOR activos hay en la célula y a qué cromosomas pertenecen.



10. RESUMEN DE LOS DATOS DE COMPETENCIA NUCLEOLAR en *Triticinieae* recogidos y sistemizados en la figura 8. Las letras representan distintos genomios y las que están entre paréntesis hacen referencia a cromosomas organizadores nucleolares del genomio indicado antes del paréntesis. Los números indican el grupo de homeología a que pertenece el organizador nucleolar en cuestión cuando es conocido.

Examinamos la actividad y competencia de los NOR, en individuos normales de especies diploides o poliploides de las *Triticeae* y en aneuploides, híbridos interespecíficos, anfiploides y derivados tales como líneas cromosómicas de adición o sustitución interespecíficas. Es decir, estudiamos la posible existencia de anfiplastia natural y de anfiplastia artificial. Hasta ahora hemos analizado la anfiplastia natural en los géneros *Triticum y Aegilops*. En el género *Triticum* resulta que en la especie diploide *T. monococum* (*AA*) los cromosomas organizadores nucleolares activos son el 1A y el 5A. En los trigos tetraploides, por ejemplo *T. turgidum durum*, los cromosomas organizadores nucleolares activos son el 6B y el 1B (ambos procedentes de *Ae. speltoides*, que tiene los mismos cromosomas organizadores nucleolares), mientras que en los hexaploides, como *T. aestivum*, los cromosomas activos son el 6B, el 1B y con menor fuerza el 5D y, ocasionalmente, el 1A.

De estos resultados se deduce la ocurrencia de anfiplastia natural, puesto que la actividad nucleolar del cromosoma 5A está suprimida totalmente tanto en los trigos tetraploides como en los hexaploides, mientras que la actividad nucleolar del cromosoma 1A está totalmente suprimida en los trigos tetraploides y sólo parcialmente en los hexaploides. El análisis de la actividad y competencia nucleolares en el género *Aegilops* pone de manifiesto también la ocurrencia de anfiplastia natural, siendo de destacar la supremacía del genomio *U* de *Ae. umbellulata.*

Por lo que respecta a la anfiplastia artificial, la obtención de híbridos interespecíficos, anfiploides, líneas de adición, etcétera, permiten poner en situación de competencia a cromosomas organizadores nucleolares de genomios que no aparecen juntos en especies naturales. Del análisis de las líneas de adición trigo-cebada se infiere la codominancia de los cromosomas organizadores nucleolares de ambas especies, si bien la presencia del cromosoma $6H^v$ de la cebada disminuye en cierto grado la expresión del 6B del trigo. También hay codominancia entre los cromosomas organizadores del trigo y los de *Ae. ventricosa* y *Agropyron elongatum*. Y mencionemos, por último, la fuerza supresora de los cromosomas organizadores nucleolares del genomio *U* de *Ae. umbellulata* en las líneas de adición trigo-*Ae. umbellulata.*

A lo largo de este trabajo hemos tratado de mostrar una panorámica general de cómo en los cromosomas –el material hereditario organizado– se cumple el binomio biológico fundamental estructura-función.

Juegos de ordenador

En los laboratorios Bell, el trabajo es juego y benignas las "enfermedades terminales"

A. K. Dewdney

Resulta imposible trazar la divisoria entre juego y trabajo en los laboratorios AT&T Bell de Murray Hill, Nueva Jersey. Del laboratorio emergen juegos curiosos, serios a veces, a modo de desbordamiento natural de un pasmoso y espontáneo manantial de creatividad científica. Como ejemplos al caso, vale la pena destacar la terminal Blit, y CANGREJOS (CRABS), un pasatiempo cangrejil que a veces complica el uso de Blit.

Creada hace cuatro años en las instalaciones de Murray Hill por Rob Pike y Bart Locanthi, la Blit (como afectuosamente la llaman) fue una versión preliminar de la nueva terminal DMD 5620 de la Teletype Corporation. La Blit, y su encarnación de Teletype, son terminales de multiprogramación.

En una visita que hice a los laboratorios el pasado otoño, fui invitado por Pike a ver la DMD 5260 en acción. En las terminales de ese tipo (a las que desde ahora llamaré Blit), la pantalla de visualización puede dividirse en ventanas, algunas de las cuales se superponen a veces total o parcialmente a otras. Cada ventana actúa como si fuera por derecho propio una pantalla en miniatura; en concreto, cada una presenta la salida de un programa independiente. Los programas pueden funcionar en el microprocesador que la terminal lleva incorporado, o bien en el ordenador central del que Blit depende. Las porciones no utilizadas de la pantalla quedan tapizadas de textura gris.

Tres programas ocupaban la pantalla que teníamos ante nosotros. En una de ellas se encontraba un editor experimental de textos, que estaba sometiéndose a diversas pruebas. En la segunda ventana, otro editor mostraba texto tomado del primer programa. La tercera ventana la ocupaba un programa de depuración que actuaba sobre el editor experimental. Los tres programas funcionaban sobre el microprocesador de que va provista Blit. Al tiempo que Pike me hacía ver la tremenda utilidad de este sistema de multiprogramación, aparecieron en lo alto de la pantalla cierto número de iconos parecidos a cangrejos, que comenzaron a corretear por el contorno de una ventana y a mordisquearla. Al ver mi distracción, Pike explicó: "¡Ah, sí! Aquí llegan los cangrejos. Para divertirnos hemos descargado aquí el programa CANGREJOS, que reside habitualmente en el ordenador principal".

El ordenador principal de la Blit estaba funcionando en el sistema operativo UNIX. El UNIX, uno de los sistemas operativos que más difusión han alcanzado, es creación de Kenneth L. Thompson, un investigador de los laboratorios Bell, que, en 1983, compartió el premio Turing con Dennis M. Ritchie, colega suyo en Murray Hill.

Observé fascinado cómo los cangrejos (unos 30, en total), tras haberse comido el marco de una de las ventanas, procedían a devorar el texto de su interior. "¿Qué hay que hacer para pararlos?" "Nada. No se puede." "Entendido. ¿Pero, cómo se paran?"

El programa CANGREJOS, escrito en 1982 por Luca Cardelli y Mark Manasse, constituye una violación premeditada de las reglas de diseño del sistema de multiprogramación de la terminal Blit. Los programas de cada una de las ventanas están concebidos con el propósito de que sean autónomos y estén protegidos de los programas que operen en las demás. Tras la distribución de las terminales Blit por los laboratorios de Murray Hill, nació en Cardelli y Manasse la irresistible tentación de infringir dichas reglas.

Acababa de relatarme Pike esa breve historia cuando todas las ventanas de la pantalla aparecían ya concienzudamente mordisqueadas. Recordaban, en efecto, las páginas de un manuscrito medieval recién descubierto. Los textos de las pantallas habían quedado hechos jirones, hasta el punto de que a Pike le resultaba imposible describir lo que en cada una de ellas estaba ocurriendo.

Pike me explicó que la primera versión de la terminal recibió su nombre de un sistema de gestión de gráficos de bajo nivel, de versatilidad y alcance sorprendentes, llamado "bitblt". El operador (pronúnciese "bítbilt") es contracción de *bit-boundary block transfer,* transferencia de bloques periféricos. El término se aplica a un procedimiento que dirige el movimiento de información en el seno de la memoria de la terminal. Específicamente, bitblt transfiere el contenido de un conjunto rectangular de posiciones de memoria a otro bloque rectangular análogo. Durante el proceso puede efectuar operaciones lógicas sencillas con dicho contenido.

Parte de la memoria de la terminal Blit es un subsistema de 100.000 octetos, reservados para la pantalla de visualización. Un sistema de exploración electrónica continua traduce cada uno de los bits de esa memoria en un punto brillante, u oscuro, de la pantalla. En el proceso de traducción, convierte una formación unidimensional de posiciones de memoria en una presentación bidimensional de su contenido. Dado que el almacenamiento y la presentación son de dimensiones distintas, las posiciones correspondientes a un único rectángulo de la pantalla están dispersas por la memoria, agrupadas en tramos separados de posiciones consecutivas; cada tramo corresponde a un segmento horizontal del rectángulo. La colección de todas las posiciones de todos los tramos constituye un "conjunto rectangular". Bitblt tiene a su cargo la manipulación de tales conjuntos rectangulares.

Para operar con éxito en un entorno de multiprogramación, la terminal Blit requiere, aparte la de la destinada a la pantalla, una abultada masa de memoria que le permita utilizar cualesquiera programas que estén en ese momento activos en pantalla. La terminal

Teletype DMD 5620, por ejemplo, dedica a tal propósito 900.000 octetos. También aquí es esencial el papel de los bloques rectangulares. Es preciso recurrir frecuentemente a bitblt para transferir el contenido de un conjunto de memoria de programa a un conjunto rectangular de memoria de pantalla. Por ejemplo, un cierto conjunto rectagular de memoria de programa contiene la letra *A*. Cada vez que un programa presente la letra *A* como parte de su salida de texto, será preciso recurrir a bitblt para transferir ese conjunto a memoria de pantalla, a fin de que pueda aparecer el carácter.

La característica fundamental de diseño de terminales gráficos por el método del almacenamiento completo de cuadros de imagen en memoria auxiliar (*frame-buffer*) consiste en la exploración sistemática de la memoria mediante circuitos diseñados al efecto. El sistema de almacenamiento de cuadro está convirtiéndose ahora en práctica común, incluso en el mercado de ordenadores personales. Véase el MacIntosh.

El método tradicional de tratamiento de gráficos efectúa consultas mucho más esporádicas a la memoria. La presentación de un dibujo, pongamos por ejemplo, se gestiona mediante una lista de puntos, líneas y otros elementos pictóricos. Cuando es preciso mostrar el dibujo, se repasa la lista. Así pueden construirse rápidamente figuras sencillas, porque su lista es breve; sin embargo, la presentación de imágenes complejas puede exigir tiempos demasiado largos.

La pauta de bits que ocupa un determinado conjunto rectangular de la memoria se llama un *bitmapa*. Cada bitmapa se plasma en la pantalla en una imagen determinada, ya sea un carácter, un icono o algún otro elemento gráfico. El programa CANGREJOS, por ejemplo, se vale de ciertos bitmapas (*offscreen bitmaps*) alojados en memoria común (esto es, fuera de la sección de memoria reservada para la pantalla) que originan distintas formas de los diminutos crustáceos. La siguiente ristra de ceros y unos es la representación, en la memoria común, de un cangrejo. Los unos equivalen a negro y, los ceros, a verde:

01101110...11110111...100000-
01...10111101...01111110...01-
111110...10111101...01000010

Los lectores que deseen imitar manualmente el procedimiento bitbilt pueden trazar un casillero cuadrado, de 8 por 8 casillas. La ristra anterior representará entonces un conjunto rectangular en la memoria común y, el casillero cuadrado, una porción de la memoria de pantalla. Vamos ahora repasando la ristra y el casillero, bit por bit, y cuadro por cuadro, copiando la pantalla, llenando de negro cada casilla que contenga un uno; las casillas que contengan un cero se dejan en blanco. Emerge así la imagen de un cangrejo [*véase la figura 1*].

Ya hice notar anteriormente que las porciones de pantalla que no se encuentren en ventanas están tapizadas de una textura gris, que en realidad es un diseño formado por puntos. Al principio, cuando los cangrejos comenzaron a invadir la pantalla de la Blit de Pike, vagabundearon por la textura gris hasta encontrar una ventana, que inmediatamente comenzaron a digerir. En aquel momento, Pike había dicho: "Para los cangrejos, lo gris es pavimento, y no se lo comen". De hecho, los cangrejos no se comen nada, lo que hacen es ir pavimentando. Cuando CANGREJOS mueve a uno de sus pupilos, examina antes la zona situada justamente delante del cangrejito, y si no es ya de color gris, la pone así. Seguidamente, traslada al cangrejo a la región recién cubierta de gris. El operador bitblt permite realizar ambos procesos.

En su forma más simple, biblt remplaza cada bit d del bitmapa destinatario por el correspondiente bit s de un bitmapa fuente. En forma abreviada, la operación se denota como un desplazamiento:

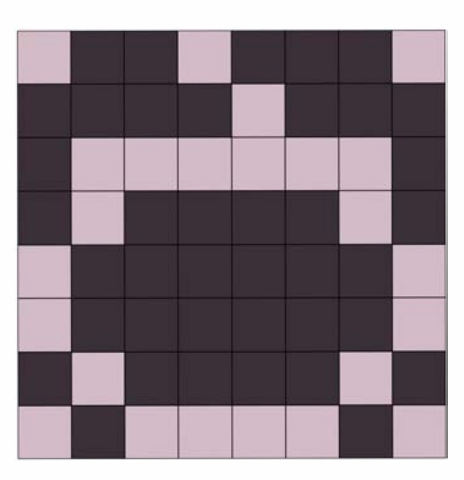
$$d \leftarrow s.$$

Para cubrir de gris las zonas que no lo estén basta utilizar bitblt en esta forma. La zona situada justamente delante del cangrejo es el bitmapa destinatario, y un bitmapa en memoria común, que contiene textura gris, actúa de bitmapa fuente.

A continuación CANGREJOS traslada el cangrejo. Para ello lo borra de la posición donde actualmente se encuentra y lo dibuja otra vez en la posición nueva. Para ejectuar esas operaciones se utiliza bitblt en forma más compleja, que podemos resumir en la siguiente notación:

$$d \leftarrow s \oplus d.$$

Ahora cada bit destinatario se sustituye por el resultado de combinarlo mediante la operación lógica OEX "o

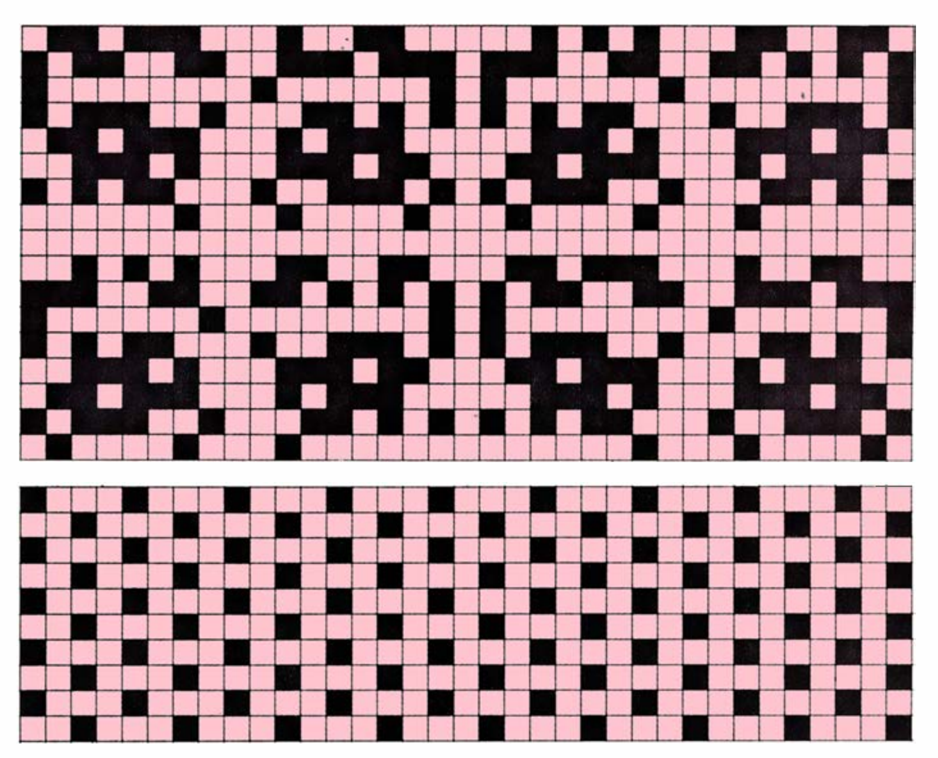


1. El icono fundamental del cangrejo, encajado en un cuadriculado

excluyente") ($\oplus$) con el correspondiente bit de la fuente: d se convertirá en 1 si y solamente si alguno de los s *o* d, pero no ambos, tiene ya ese valor. El operador OEX resulta cómodo tanto para borrar como para volver a dibujar un cangrejo. Desafortunadamente, en esta forma, el operador bitblt no puede utilizar el icono macizo del cangrejo producido con lápiz y papel en el ejercicio anterior.

Fijémonos, por ejemplo, en lo que sucede cuando el bitmapa de aquel cangrejo patrón se combina mediante la OEX con textura gris: cuando un punto de la textura gris (un 1) se superpone a una porción cualquiera del cuerpo del cangrejo (también un 1), aparece un agujero verde ($1 \oplus 1 = 0$). Sin embargo, si el cuerpo tiene ya un agujero en esa posición, el resultado es negro ($1 \oplus 0 = 1$). Ello explica el extraño aspecto de los ocho bitmapas especiales de los que realmente se vale CANGREJOS para desplazar a sus tutelados [*véase la figura 2*]. Cada bitmapa representa un cangrejo en el que se ha previamente perforado una cierta configuración de agujeros. El cangrejo puede ocupar ocho distintos emplazamientos sobre la textura gris; los patrones anteriores son reflejo de tales emplazamientos.

Para mover un cangrejo, CANGREJOS comienza por borrarlo; luego lo dibuja otra vez. Para borrar un cangrejo, la versión OEX de bitblt aplica el bitmapa adecuadamente perforado del cangrejo sobre el cangrejo destinatario. El cangrejo destinatario desaparece, a excepción de los puntos de textura gris, que el operador OEX deja necesariamente tras de sí. Para dibujar un cangrejo, bitblt se vale de OEX para plasmar otro cangrejo adecuadamente perforado sobre la zona de des-



2. Bitmapas de cangrejos perforados que se adaptan a los ocho posibles emplazamientos sobre textura gris

tino. El cangrejo se nos presenta intacto, porque sus agujeros encajan perfectamente sobre la textura gris a la que han de acomodarse.

El algoritmo utilizado por el programa CANGREJOS controla cada cangrejo siguiendo cinco pasos:

1. Borrar el cangrejo de la posición que anteriormente ocupaba.
2. Determinar una nueva posición.
3. Si la nueva posición no se encuentra en zona enteramente gris, hacerla gris, reponer la posición y elegir al azar una nueva velocidad.
4. Dibujar el cangrejo en su nueva posición.
5. Modificar al azar la velocidad del cangrejo. Regresar al paso 1.

Como es natural, el cangrejo se mueve de costado, "a la cangreja". Por tanto, la nueva posición se encontrará siempre a uno u otro lado del cangrejo. La nueva posición queda determinada por la dirección y velocidad actuales del cangrejo. Estas dos magnitudes están sometidas a cambios en el paso 5, que tienen fundamentalmente carácter aleatorio. Muchas son las direcciones posibles; la velocidad puede cambiar desde un pixel (punto elemental de imagen) hasta siete en cada movimiento.

Durante mi conversación con Pike, los cangrejos aparecieron por lo alto de la pantalla y bajaron por la zona gris, más o menos erráticamente, pero, en general, descendiendo. Cuando llegaban a una ventana, se abrían paso a mordiscos hasta su interior. El mordisqueo resultaba de lo más obvio, porque los pequeños parches de textura gris remplazaban a ritmo regular el limpio color de fondo del texto. El efecto resultaba inconfundible, y de gran poder de convicción: como si se royera un papel, que revelara bajo él una superficie gris.

El paso 3 del algoritmo de CANGREJOS refuerza la ilusión, pues hace que el cangrejo se aparte de la zona recién devorada, como si se retirara un momento a digerir, antes de salir en busca de más comida. Por ser aleatoria la naturaleza del movimiento del cangrejo, la ventana iba siendo devorada y raída a lo largo de un frente respetable. De no ser por esa característica, la pantalla tendría más bien aspecto apolillado. El carácter aleatorio da también más tiempo para reaccionar a la invasión.

Al tiempo que observábamos cómo se abrían paso los cangrejos en las ventanas de su terminal Blit, Pike me describió las reacciones de algunos colegas cuando se toparon por vez primera con esa multitud de voraces apetitos. En algunos casos, la introducción de los cangrejos se hizo subrepticiamente; aprovechando la momentánea ausencia de alguien, los espíritus más festivos del laboratorio de Murray Hill se aprovechaban para poner en marcha el programa CANGREJOS en la terminal del inocente.

Dado que la terminal Blit está dotada de un "ratón", gracias al cual se controla la posición de un cursor, que puede desplazarse a voluntad por la pantalla, algunas de las desventuradas víctimas trataron de utilizar el ratón para machacar a los cangrejos. Semejante táctica está condenada al fracaso, porque los cangrejos encuentran al cursor tan delicioso al paladar como el texto ordinario. Entre bocado y bocado, el cursor se regenera. Así pues, aunque se frena un poco el avance de los cangrejos, no puede detenerse; las ventanas siguen desintegrándose.

Quizá la víctima trate de echar sobre los cangrejos una nueva ventana, para cubrirlos con ella. Tal proceder sólo los entretendría un rato: todo cangrejo atrapado bajo una ventana devora y elimina una zona gradualmente mayor en torno a sí, y acaba liberándose.

Volví a preguntarle a Pike cómo se puede detener a los cangrejos. Enternecido, esta vez contestó: "Se apaga la terminal y se la vuelve a poner en servicio". La maniobra es eficaz, pero molesta, porque hay que repetir todo el protocolo de conexión con el ordenador del que depende la terminal.

Los autores de CANGREJOS, Cardelli y Manasse, dan cuenta de la génesis del programa en un memorándum informal. Fascinados por las reglas de diseño de la terminal Blit, analizaron posibles formas de infringirlas. Consultaron también a Pike, quien les facilitó los fragmentos de soporte lógico necesarios. Los dos programadores advirtieron que algunas de las posibles infracciones a las reglas de diseño pudieran ser de verdadera utilidad. Ejemplo de ello es el programa LENS ("lupa") que amplifica una porción de la pantalla. (Aparece en la figura 3 una ventana LENS que muestra, ampliado, un texto infestado de cangrejos.) El programa LENS supone una infracción de las reglas porque, según ellas, los procesos que se estén desarrollando en una ventana no deberían tener acceso directo al contenido de otra.

En principio, Cardelli y Manasse pensaron en emular un vídeo-juego llamado QIX; pero a la postre inventaron un programa llamado MEASLES ("SARAMPION"). En él flotan pequeñas bolitas por la pantalla, en las zonas grises limitadas por las ventanas. Las primeras pruebas mostraron que podía anularse el sarampión sin más que cubrir las ronchas con una ventana. Los autores simpatizaban claramente con su

creación: "De repente, todas aquellas pobres ronchas quedaban atrapadas, sin tener adónde ir, sin ninguna zona gris hacia la que correr. Estaban heladas, paralizadas de terror, sepultadas bajo una ventana".

Su primera solución fue hacer que cada una de las ronchas atrapadas destellase interminablemente, tratando así de molestar a su aprehensor humano. Llamaron al programa SARAMPION FURIOSO.

El sarampión, aunque furioso, no era nada comparado con el siguiente programa en sugerirse a sí mismo: ¿por qué no habrían las ronchas de ir abriéndose camino, excavando a mordiscos el camino de salida de las ventanas? El programa resultante fue SARAMPION HAMBRIENTO. Escribe Cardelli: "La nueva versión... era de un carácter enteramente diferente. Ya no era un programa bonito y curioso; era aterrador".

Alguien, al ver funcionar el programa dijo que las ronchas recordaban diminutos cangrejos. Cardelli y Manasse crearon el icono, y así nació CANGREJOS. Otros programas, entre ellos uno que deja huellas de animales y pájaros por toda la pantalla, son secuelas nacidas de CANGREJOS.

Las víctimas de tales travesuras se han defendido, devolviendo golpe por golpe. Un programa llamado SQUISHCRABS ("ENFANGA-CANGREJOS") examinaba la memoria de la Blit, en busca de pruebas del programa CANGREJOS. Al descubrirlas, el "enfangador" eliminaba el programa y convertía los cangrejos que hubiera en pantalla en otras tantas inofensivas manchas. Desafortunadamente, un cambio en el soporte lógico de la terminal inutilizó el programa.

Abundan en Murray Hill las pruebas de otras actividades recreativas. Me enseñaron un programa, llamado AUTOPUNNER, escrito por Ron Hardin, que convierte un texto en inglés en una ristra de fonemas, que se reagrupan, reconvierten y se presentan en forma de nuevo texto. El resultado, tras cierta intervención humana, tiene un extraño sonido de verso libre y demencial.

También de carácter recreativo, pero más enfocadas, son las tentativas de programación de ordenadores para hacerlos jugar al ajedrez. El campeonato mundial de ajedrez computarizado de 1980 lo ganó Belle, un sistema de ordenador y programa especializados para ese juego, preparado en los laboratorios de Murray Hill. Ken Thompson y Joe Condon son sus creadores. (Espero tener oportunidad de comentar este y otros programas actuales de ejedrez en un futuro artículo.)

El ordenador ajedrecístico, cuyo carácter es exclusivamente recreativo, devuelve pulcramente el discurso hacia el problema de la fecunda tensión entre trabajo y juego. Alan J. Perlis, profesor de informática de la Universidad de Yale, expresa atinadamente una opinión, muy difundida entre los científicos dedicados a las ciencias de cómputo, en el reciente libro de Harold Abelson, Gerald Jay Sussman y Julie Sussman *Structure and Interpretation of Computer Programs*.

"Considero extraordinariamente importante que nosotros, quienes trabajamos en ciencias de cómputo, conservemos amena y divertida la informática. Cuando todo esto empezó, lo era, y tremendamente." Pero, opina Perlis, esta faceta amena y regocijante se vio empañada por la exigencia de que los informáticos prestasen demasiada atención a las tuercas y tornillos de sus sueños e inventos. Tales ocupaciones corresponden más propiamente a quienes guían la evolución de los descubrimientos, encaminándolos hacia dispositivos productivos. "Comenzamos a sentirnos como si fuéramos nosotros los verdaderamente responsables de que esas máquinas se utilicen a la perfección, con éxito y sin el menor fallo ni error. Me parece a mí que no lo somos. Me parece, más bien, que nuestra responsabilidad consiste en ampliar su campo de acción, en orientarlas hacia direcciones nuevas y en mantener el buen humor en el oficio".

En las ciencias de cómputo, este sentido de lo ameno, y su productividad, reside precisamente en la sensación de desarrollo, de eclosión de ideas que parecen provenir a medias de las personas y de las propias máquinas. Cabe en lo posible sugerir que si llega a faltar esta amenidad y diversión, poco progreso auténtico puede haber.

No quiero terminar este artículo sin una última mención a la terminal Blit y a su ordenador bitblt. Pike ha sugerido dos intringantes rompecabezas, que ponen de manifiesto la potencia y versatilidad de bitblt. Los lectores deben imaginarse provistos de las dos versiones de bitblt antes mencionadas. Una remplaza el bitmapa destinatario por el bitmapa fuente; la otra, efectúa en el proceso la operación OEX.

Despejar un rectángulo. Sin recurrir a un bitmapa especial alojado en la memoria común y totalmente formado por unos, utilícese bitblt, sea en la versión de simple remplazamiento, sea en la

versión OEX, para despejar un rectángulo específico de la pantalla.

Girar una imagen. Una imagen cuadrada, de $n + n$, ocupa el ángulo superior izquierdo de una pantalla Blit de $2n + 2n$. Utilícese bitblt para girar la imagen 90 grados. Supóngase que el resto de la pantalla está en blanco.

En el primer problema no se permite hacer hipótesis alguna sobre el aspecto que pueda tener la pantalla en el exterior del rectángulo. ¿Qué bitmapa podría servir de fuente?

En ambos problemas, el efecto de bitblt sobre un rectángulo dado (no importa cuál sea su forma) cuenta con una única operación. El primer problema puede resolverse con un solo bitblit y, el segundo, con $3n + 1$. ¿Sabrá algún lector encontrar un procedimiento más rápido?

En el artículo de agosto invitaba yo a los lectores a que propusieran algún razonamiento elegante que justificase que la maniobra de Jos Wenmacker realmente determina el camino más largo de un grafo arbóreo construido de cordel. Bastan dos operaciones de suspensión, decía yo, para aislar un camino de longitud máxima. Primero, se suspende el árbol por uno cualquiera de sus vértices y se sacude un poco. Segundo, se vuelve a coger el árbol por el vértice que cuelga más abajo, y se vuelve a sacudir.

El camino más largo va desde el vértice ahora sujeto hasta el que cuelga más bajo.

La descripción precedente supone implícitamente que el árbol tiene solamente un camino de longitud máxima. Pero en realidad pudiera haber varios caminos de igual longitud, más largos que los restantes. Por consiguiente, en ambas etapas podría haber varios vértices entre los que optar; en tales circunstancias, puede elegirse arbitrariamente un vértice.

Recibí más demostraciones de las que esperaba. Parece razonable ir adelantando coronas de laurel a los siguientes creadores de elegantes razonamientos. Todos ellos, en cerrada competencia: John J. Bartholdi III, de Atlanta, Georgia; Nachum Dershowitz, de Urbana, Illinois; William B. Lipp, de Milford, Connecticut; David G. Mead, de Davis, California, y Johan van Benthem, de Groninga, Holanda. Como sospecharán los lectores, todos, salvo Lipp, están ligados a diversas universidades: el Instituto de Tecnología de Georgia, la Universidad de Illinois en Urbana-Campaign, la Universidad de California en Davis y la Universidad estatal de Groninga.

Para mí, "elegancia" significa una combinación de claridad y brevedad. En el contexto de este artículo, significa también un mínimo de notación, de igualdades e inecuaciones. He aquí cómo Bartholdi quedó vencedor con relativa claridad:

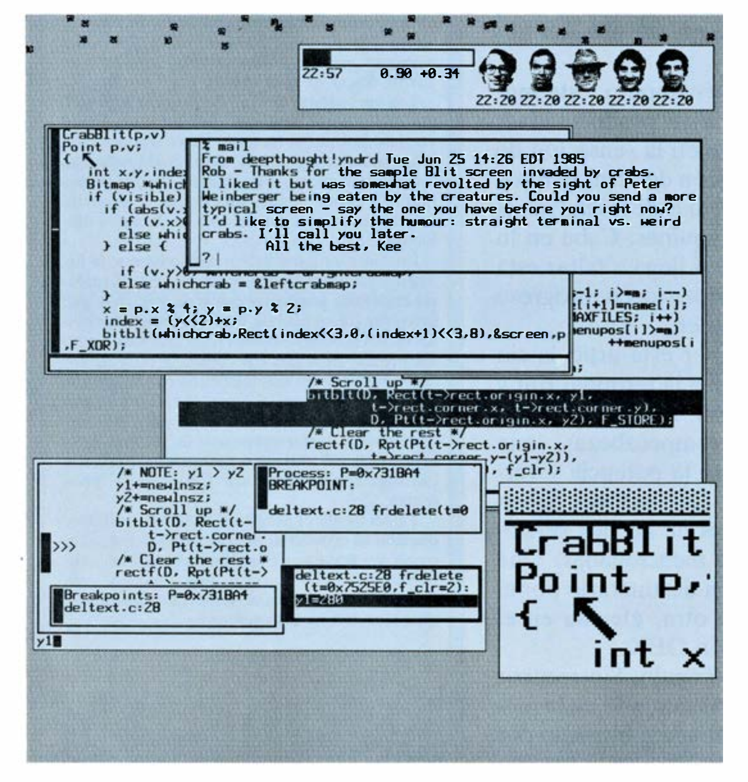
"Sea S el punto de suspensión, y B el punto más bajo. Aserto: B tiene que ser uno de los extremos del camino más largo.

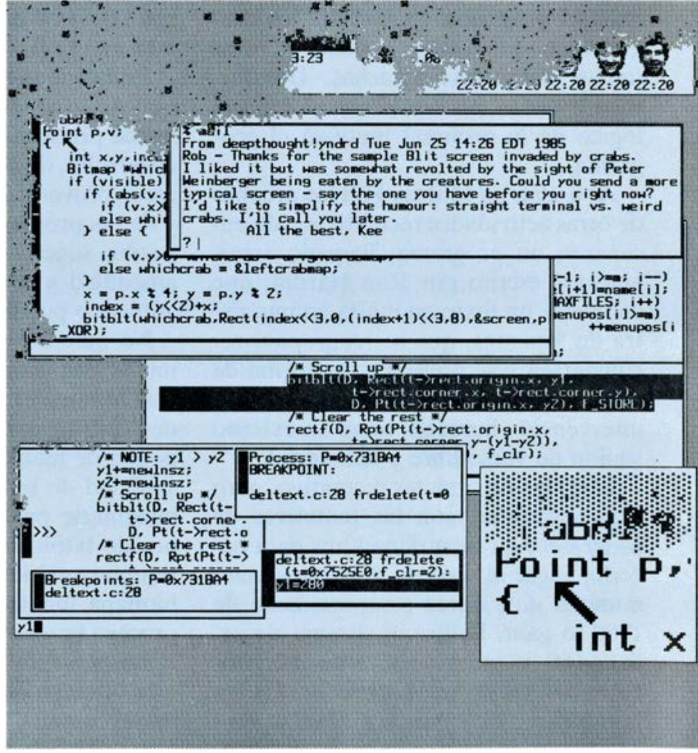
"Demostración: Sea $A \neq B$ otro extremo del camino más largo. Ahora, el camino más largo que parte de A consta de un tramo 'ascendente'. Pero el tramo 'ascendente' no es más largo que desde A hasta S, y la porción 'descendente' no es mayor que desde S hasta B. Así pues, la ruta que vaya desde A hasta B tiene que ser un camino máximo.

"Ahora, al suspender el grafo por el punto B, la consecuencia es que A tiene que pender en el punto más bajo, conclusión a la que se llega siguiendo el mismo razonamiento."

Razonamiento que tiene más de intuitivo que de riguroso. Es convincente porque evoca una imagen mental en la cual las porciones hacia arriba y hacia abajo del camino más largo que contiene a A cuelgan junto al camino desde S hasta B y, en un cierto sentido, no miden lo mismo que él. Al formular el razonamiento con más precisión, su extensión se duplica.

El primero de los artefactos comentados en el artículo de agosto se valía de una tabla, unos cuantos clavos y anillas elásticas y una varilla metálica lisa y recta para determinar la mejor recta





3. La pantalla de una terminal Blit, que muestra la salida de cinco programas, atacada por cangrejos. El

de ajuste a una nube de puntos. Se clavan los clavos en la tabla, para materializar los puntos, decía yo, y se hace pasar la varilla por dentro de las anillas, y éstas, en torno a cada clavo. Se suelta la varilla cuando ésta se encuentra aproximadamente en la posición correcta y se observa cómo vibra y oscila hasta encontrar su posición de equilibrio.

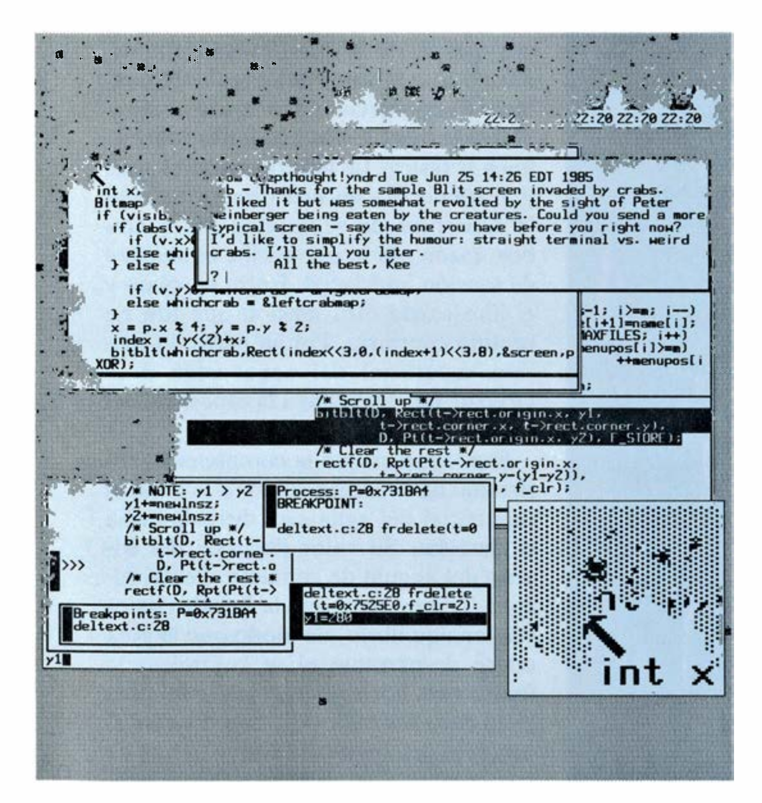
Afirmaba yo (correctamente) que la posición final de la varilla hacía mínima la energía total del sistema, y que la suma de las distancias, perpendicularmente medidas desde la varilla a los clavos, se reducía así al mínimo (erróneo). Estaba yo pensando en la fórmula de la fuerza, en la cual el alargamiento de las bandas de goma sería el factor principal. Sin embargo, como muchos lectores me hicieron notar, la energía almacenada en cada anilla elástica es proporcional al cuadrado del alargamiento. La vergüenza de verme cogido de este modo quedó más que compensada al darme cuenta de que el artilugio de Marc Hawley se aproximaba mucho más al cálculo de la fórmula de mínimos cuadrados de lo que inicialmente había yo supuesto. La única diferencia importante que aún subsiste reside en las distancias. Para calcular la recta de regresión mínimo-cuadrática, las gomas deben quedar tensas en posición vertical, y no perpendicularmente a la varilla (salvo, claro está, que la varilla quede horizontal).

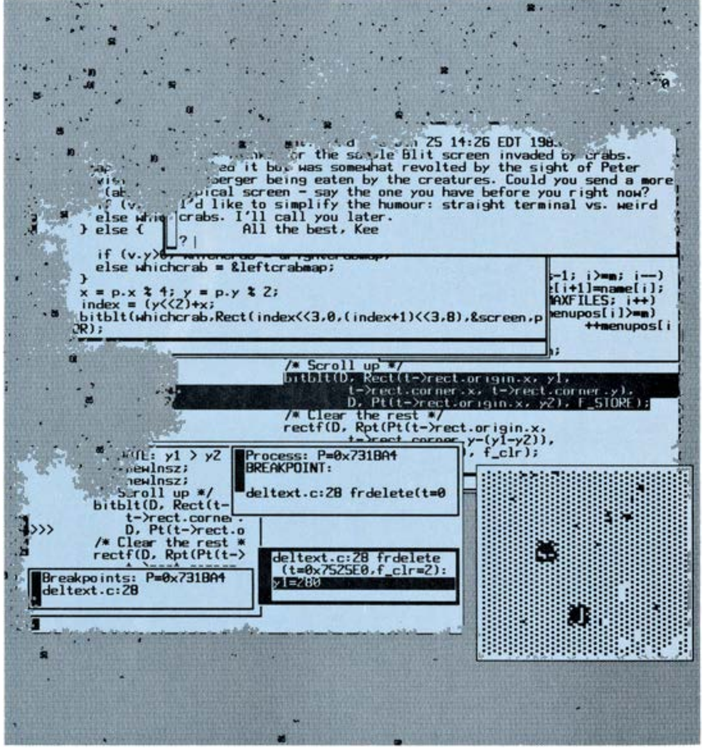
Varios lectores hicieron notar que las anillas de goma deben ser ideales, en el sentido de tener longitud nula cuando están flojas. Este defecto puede remediarse por cualquiera de estos dos modos: Charles Dillingham, Jr., de Nueva York, sustituye los clavos por cilindros delgados que tienen una punta en un extremo. Los cilindros tienen la misma longitud que las anillas de goma cuando están flojas. Cada anilla está ligada al extremo puntiagudo, en el interior del cilindro. La anilla no queda tensa en tanto no se estira hacia fuera por el extremo opuesto del cilindro y se hace deslizar la varilla por dentro de ella. Robert B. Finucane, de Waterbury, Vermont, ha resuelto el problema recogiendo cada elástico en agujeros que perforan la tabla en cada uno de los puntos que representan los datos.

Sospecho que pasará algún tiempo antes de que en esta sección vuelva a tocarse el tema de los artilugios analógicos. Permítaseme, por tanto, a modo de petardazo de despedida, el artilugio para medición de solares que me envió Allan Lazar, de Teaneck, Nueva Jersey.

Lazar se vale de cajas de embalaje de cartón, usadas, que le proporcionan en una tienda de comestibles, y de una balanza pesacartas para verificar "la exactitud del tamaño de parcelas y solares de perfil irregular". Lo que hace Lazar es trazar un plano de la parcela sobre una hoja de cartulina lisa, y recortarlo con unas tijeras. Después pesa separadamente el plano así recortado y un cuadrado de la misma cartulina, trazado a escala para que represente una hectárea. Dividiendo el primer peso entre el segundo se tiene una buena estimación de la superficie que ocupa la parcela.

Tantos son los resultados de programas PINT que me están llegando de todas partes del mundo que me veo obligado a publicar un gran promedio más. Se incluyen en él todas las estimaciones correspondientes a 1000 tiros, que se han recibido desde que se calculó el primer gran promedio, publicado en el número de septiembre. A lo largo del período de acumulación de dos meses, observé cómo el promedio que regularmente se iba acumulando caía hasta sólo 3,129. Las cosas empezaron a mostrar mejor cariz cuando el correo de Europa y Asia elevó nuevamente la cifra. Estoy particularmente en deuda con un gran contingente de participantes, lectores de *Spektrum der Wissenschaft* (edición hermana en alemán de *Investigación y Ciencia*). Gracias a ellos, el promedio tiene ahora dos decimales exactos al redondearlo. Hubo 126 cartas utilizables, y el segundo gran promedio es ahora de 3,137.





usuario sólo puede frenar el ataque apagando la terminal y volviendo a conectarla al ordenador principal

Taller y laboratorio

¿Qué fuerzas determinan el comportamiento del agua cuando serpentea por la hoja de una ventana?

Jearl Walker

Los ventanales salpicados por la lluvia presentan dos sutiles temas de reflexión acerca de la física de los fluidos. ¿De qué modo se adhieren las gotas al vidrio? Cuando el agua discurre cristal abajo en hilillos, ¿por qué acostumbra a serpentear y no baja en línea recta?

La adherencia de las gotas suele atribuirse a la tensión superficial del agua, aunque según la definición de tensión superficial corrientemente admitida las gotas no deberían adherirse. El serpenteo se atribuye a menudo a la suciedad o contaminación del vidrio, pero no parece verosímil que la suciedad sea responsable del aspecto regular que adquiere el serpenteo de los hilillos.

Imaginemos una gota de agua sobre una superficie horizontal dura: un trozo de vidrio, por ejemplo. Si esa gota no se esparce sobre la superficie, cubriéndola con una película, formará una bolita más o menos semiesférica y levemente aplanada. Su forma la determina en parte la atracción mutua entre las moléculas del agua, fuerza que tiende a hacer mínima la superficie de la gota. Tal superficie es, a todos los efectos, una membrana elástica tensada.

Esa tendencia a restringir la superficie se describe en función de la tracción que se ejerce sobre la superficie de la gota. Imaginemos una línea que cruce la superficie. La tensión superficial la representamos mediante fuerzas que tiran perpendicularmente de la línea, haciendo que ésta se encuentre en un estado de tracción. Por definición, la tensión superficial del agua es el cociente entre la fuerza que tira de un lado de la línea y la longitud de ésta.

El perímetro del área de contacto entre la superficie dura y la gota se llama línea trifásica, porque en ella confluyen agua, aire y sólido. El ángulo con que la superficie del agua roza el sólido en la línea trifásica se llama ángulo de contacto; se mide por la abertura formada entre la superficie del sólido y una tangente a la superficie del agua. Si el ángulo de contacto es inferior a 90 grados, el agua tiende a desparramarse y se dice que moja la superficie. Si el ángulo es mayor que 90 grados, el agua se contrae en una gota y no moja al sólido.

A principios del siglo XIX Thomas Young, adelantado en las investigaciones acerca de la interferencia óptica, afirmó que el valor del ángulo de contacto lo establecía la tendencia al equilibrio de tres fuerzas actuantes sobre la línea trifásica. La tensión entre el agua y el sólido tira en una dirección sobre la superficie de separación entre ambos, razón por lo que recibe el nombre de tensión interfacial. Entre el sólido y el aire existe otra tensión que tira en sentido contrario. Por su parte, la tensión superficial del agua actúa a lo largo de una tangente a la superficie del agua.

Supongamos que la componente horizontal de la acción debida a la tensión superficial del agua esté dirigida hacia la derecha. Su valor depende del coseno del ángulo de contacto. Según razona Young, para que la línea trifásica esté en equilibrio, de modo que la gota no se desparrame ni se contraiga, la fuerza neta horizontal actuante sobre la línea debe ser nula. Así, habrá un valor concreto del ángulo de contacto que dé por resultado la compensación mutua de las fuerzas horizontales actuantes sobre la línea.

El razonamiento de Young es sim-

1. Gotas de agua y un meandro en una lámina de plexiglás

ple, pero nadie lo ha comprobado experimentalmente. Y aún más, los investigadores difieren en sus mediciones del ángulo de contacto entre el agua y una superficie de un sólido. La teoría de Young es, pues, cuestionable. La común observación de que las gotas de agua suelen aferrarse a los vidrios de las ventanas es una prueba cumplida de que la teoría es incorrecta.

Una deficiencia de la teoría es que nadie ha puesto aún de manifiesto de qué modo la superficie de un sólido puede hallarse en un estado de tensión como el requerido por Young. La noción de tensión entre sólido y agua y la de tensión entre sólido y aire son inciertas, y lo mismo la existencia de la línea trifásica. Un modelo mejor incluiría una zona tridimensional dentro de la cual, para unas pocas anchuras moleculares de la superficie sólida, la forma de la superficie del agua quizá fuese muy distinta de lo que pueda inferirse con mediciones sencillas.

Para demostrar que la teoría de Young es errónea basta con depositar una gota de agua sobre una placa horizontal de vidrio limpio. Según la teoría, la gota está en equilibrio y el ángulo de contacto debe tener un valor determinado. Pero si, con cuidado, añadimos un poquito de agua con una jeringuilla, podemos aumentar el tamaño de la gota sin que la línea trifásica se corra hacia afuera. De esto resulta que el ángulo de contacto debe ser mayor que antes, contrariamente a la teoría de Young. Análogamente, podremos retirar un poco de agua de la gota para que disminuya el ángulo de contacto, pero la línea trifásica seguirá en el mismo sitio, a pesar de la teoría que afirma lo contrario.

La gota permanece en equilibrio para una gama de valores de ángulo de contacto y no para uno solo. La gota se extenderá por el vidrio cuando el ángulo de contacto exceda de un límite superior y no se contraerá hasta que el ángulo descienda por debajo de cierto límite inferior. Tras cualquiera de ambas eventualidades, el ángulo de contacto volverá a encontrarse dentro de un intervalo de valores que garantice la estabilidad. El límite superior se llama límite de avance y, el inferior, límite de retroceso. La capacidad de una gota para hallarse en equilibrio bajo distintos ángulos de contacto se conoce como histéresis del ángulo de contacto. (El término histéresis sirve para describir situaciones en las que cambian las acciones ejercidas sobre un cuerpo pero se retrasa el efecto consiguiente.)

Esta histéresis es lo que permite a una gota adherirse a una superficie inclinada, incluida la vertical de un vidrio de ventana. Inclínese el vidrio sobre el que se haya depositado una gota, ladeándolo menos de lo necesario para que deslice la gota entera. Veremos que el extremo superior de la gota se queda en su sitio, mientras que el inferior se desliza hacia abajo un corto trecho. Así, el ángulo de contacto será pequeño en el extremo superior y mayor en el inferior. Si el equilibrio lo definiera un único valor del ángulo de contacto, la gota se deslizaría inmediatamente vidrio abajo.

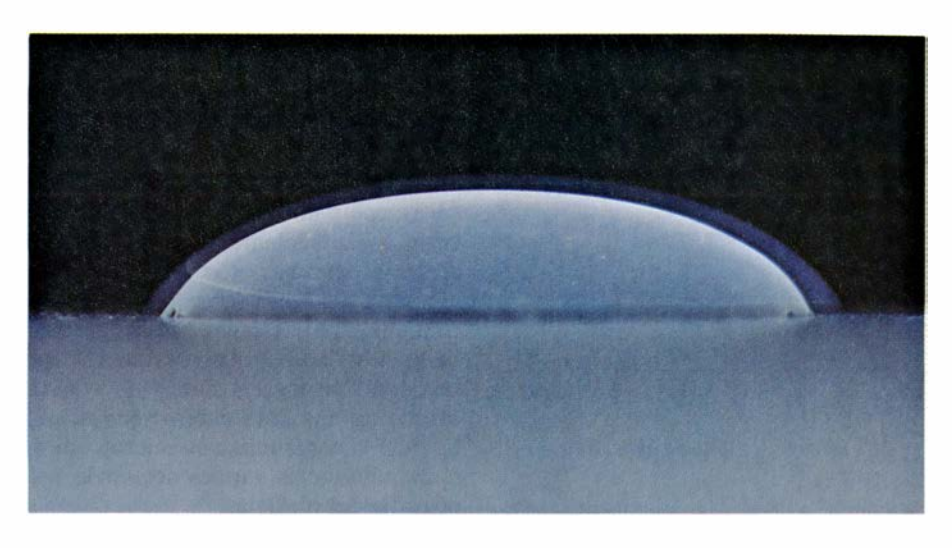
Las causas de por qué las gotas presentan histéresis es materia de investigación. Interviene la rugosidad de la superificie donde descansa la gota. A escala microscópica, hasta el vidrio es rugoso. Y hay investigadores que creen que es en los valles y cimas de la superficie donde se asienta la línea trifásica. Acaso el ángulo de contacto sí posea un valor concreto, pero las pendientes microscópicas de la superficie hagan que aparente tener otro.

La variación del ángulo de contacto podría deberse asimismo a variaciones microscópicas en la composición de la superficie sólida. A dicha variación contribuirían además películas adsorbidas y otros contaminadores. En algunos casos la línea trifásica podría de hecho moverse, pero tan despacio que no se notaría.

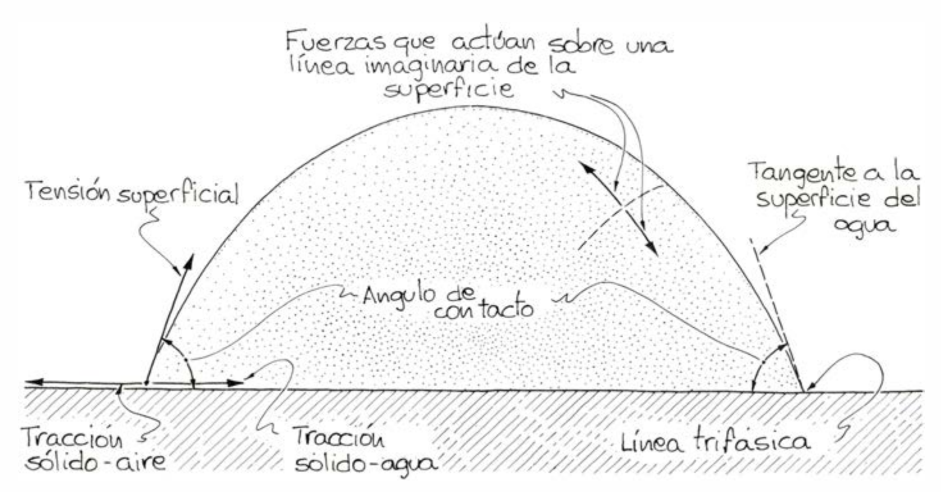
Levantando el vidrio lo suficiente desde la horizontal, podemos hacer que la gota inicie el deslizamiento. Una parte importante de la investigación se encamina a predecir qué condiciones originan este tipo de movimiento. Respecto a las aplicaciones prácticas, hay casos, como el rociado de hojas vegetales, en que se desea que las gotas permanezcan sobre la superficie inclinada, aunque la inclinación sea apreciable. En otros casos se quiere que las gotas escurran y dejen seca la superficie.

Con un tamaño dado de la gota, ¿cuál es la mayor pendiente a la que ésta no se mueve? Ante determinada pendiente, ¿cuál es la mayor gota que se adhiere al sustrato?

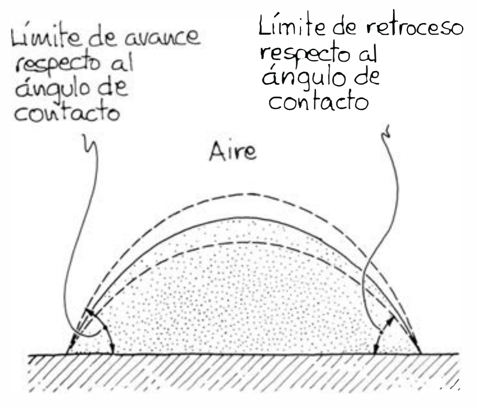
Supongamos que el vidrio se incline lo suficiente para que la gota esté a punto de resbalar. La fuerza que tiende



2. Forma de una gota en reposo



3. Fuerzas actuantes sobre una gota de agua



4. Valores del ángulo de contacto

a desalojar la gota es la componente de su peso según el plano del vidrio. La fuerza que se opone al deslizamiento se debe a la tensión superficial de la gota. En el modelo más sencillo esta fuerza opuesta al deslizamiento es igual al producto de la tensión superficial del agua por la anchura horizontal de la gota. Al inclinar más el vidrio, la componente del peso aumenta hasta sobrepasar la fuerza debida a la tensión superficial; la gota comienza a resbalar.

En otro modelo sencillo, el deslizamiento se inicia cuando la componente del peso hace que el ángulo de contacto en el borde inferior crezca por encima de su límite de avance. Se han elaborado modelos de resistencia al deslizamiento aún más refinados, basados en los ángulos de contacto en los bordes inferior y superior de la gota.

Me he entretenido en examinar el comportamiento de una gota de agua sobre una placa de plexiglás. Dado que se trataba de agua del grifo, es indudable que tanto la gota como el plexiglás estaban contaminados. Con la placa horizontal, la gota formaba una bolita. Cuando inclinaba la placa, la parte inferior de la gota resbalaba ligeramente y la gota se estrechaba. Al aumentar la inclinación, comenzó a deslizarse por el plexiglás, dejando un fino rastro.

Inclinando la placa de tal manera que algunas gotas avanzaran con lentitud suficiente para que yo pudiera seguirlas con una lupa, descubrí que el deslizamiento procedía mediante avances vivos y cortos. Observé, repetidas veces, como unos dedos que se proyectaran hacia adelante y cuya causa no acerté a descubrir. Cuando hacía que una gota avanzara sobre una mota de contaminación, e incluso sobre un cabello, los dedos no aparecían. Quizá sea que tanto éstos como el avance brusco de una gota entera sean resultado de la contaminación microscópica o de minúsculas variaciones en la topografía del plexiglás.

Nuestro segundo tema de reflexión se refiere al serpenteo. Como el agua que discurre por una superficie inclinada es atraída hacia abajo por la gravedad, su trayectoria debería ser una recta descendente. Sin embargo, en numerosos experimentos, los regueros zigzaguean, desarrollando unos codos que conectan tramos relativamente rectos, los cuales se sesgan hacia un lado u otro. Estos meandros pueden permanecer estables durante horas, o bien pueden ser tan inestables que cada hilillo latiguee sobre la superficie como una serpiente. ¿Qué fuerzas originan el serpenteo?

Gran parte del problema parece haber sido resuelto recientemente por Takeo Nakagawa, de la Universidad Kanazawa, Japón, y John C. Scott, por entonces en la Universidad de Essex. Crearon una corriente de agua sobre una placa de plexiglás pulido de un metro de largo por 0,6 metros de ancho. En la cara inferior de la placa fijaron una rejilla. La pendiente de la placa podían variarla entre cinco y 85 grados a saltos de cinco grados. El agua fluía de un depósito a la placa a través de un tubo de vinilo de un centímetro de diámetro interno.

Tras medir la longitud total de la corriente mediante un dibujo de la misma, Nakagawa y Scott calcularon su sinuosidad, que es el cociente entre la longitud total y la longitud sin serpenteo. La profundidad de la corriente la midieron con una aguja a intervalos de cinco milímetros placa abajo y de un milímetro a través del ancho de la vena. Con estos datos pudieron configurar la sección transversal de ésta.

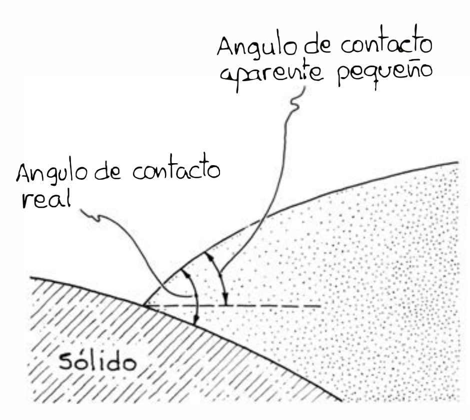
La corriente, aparentemente exenta de turbulencias, manaba de un tubo situado a 20 centímetros por encima del canto superior de la placa. Para poner de manifiesto el flujo en el seno de cada vena, se sirvieron de una aguja hipodérmica con la que inyectaban pequeñas cantidades de solución de azul de metileno. El caudal de agua lo mantenían constante gracias a que la altura del agua en el depósito alcanzaba un nivel fijo. Este caudal se medía pesando el agua recogida en el borde inferior de la placa durante un período de tiempo determinado. Después de cada ensayo, limpiaban el plexiglás con gasa suave y lo dejaban secar durante 30 minutos.

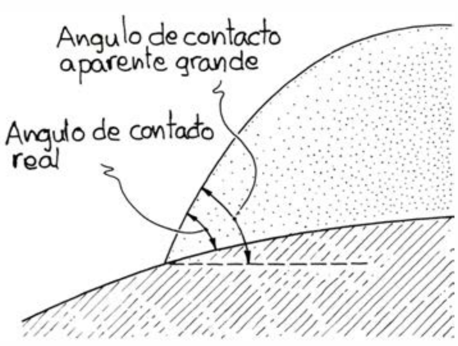
Para repetir algunas de sus experiencias me construí un montaje parecido. En una ferretería adquirí una hoja de plexiglás y, con cinta adhesiva, la fijé a un anaquel de madera fuerte para que no se doblara. El canto superior del anaquel lo apoyé en dos gatos de laboratorio con los que variar la pendiente del plexiglás. La pendiente la medía con un transportador, uniendo a éste un pequeño peso colgado de un hilo como referencia de la vertical exacta.

Tras unos tanteos añadí un trozo de canalón de tejado al canto inferior del plexiglás. Así el agua caía al canalón y salía por una abertura que normalmente estaba conectada a un sumidero. Cronometrando el agua recogida en un vaso de laboratorio graduado que puse bajo la abertura, pude calcular el caudal volumétrico (o volumen de agua que fluye por segundo por un punto determinado).

Encima del plexiglás dejé un vaso de laboratorio grande, que estaba continuamente lleno del agua procedente de una manguera. De este vaso salía una espita lateral a la que conecté un tubo de plástico, cuyo otro extremo fijé al plexiglás con cinta adhesiva, de manera que la boca apuntara a la pendiente. Mantuve siempre rebosando el vaso para que el flujo de agua sobre el plexiglás fuera constante. (Mis experiencias las realicé al aire libre, pero habría servido una habitación con drenaje en el suelo.) Además, el vaso lo monté en un gato de laboratorio y pude variar el caudal alterando la posición del vaso y, con ello, la altura de agua.

Nakagawa y Scott averiguaron que,





5. Angulos de contacto en una superficie microscópicamente rugosa

cuando inclinaban el plexiglás más de 30 grados, la vena formaba un meandro estable si el caudal volumétrico se encontraba entre un límite superior y uno inferior. Si el caudal superaba el límite superior, el meandro se tornaba inestable y variaba incesantemente. Si descendía por debajo del límite inferior, la vena se separaba en gotas que resbalaban por separado plexiglás abajo. Entre estos límites la vena formaba siempre meandros.

A medida que incrementaban la pendiente por encima de los 30 grados, disminuía el valor del límite superior, restringiendo la gama de caudales para los que la vena era estable. Para una inclinación inferior a unos 30 grados desaparecía el límite inferior y, en consecuencia, el meandro era estable para cualquier caudal bajo. La sinuosidad aumentaba siempre que aumentaran tanto la pendiente de la placa como el caudal.

Nakagawa y Scott midieron el área de la sección transversal de las venas, que les permitiría descubrir la velocidad del agua. Gracias a este procedimiento se determina la velocidad del agua porque el caudal volumétrico que atraviesa una sección transversal es igual al producto del área de esa sección por la velocidad media del agua que la atraviesa. Para que sea constante un flujo de agua se requiere que el caudal volumétrico sea el mismo en todos los lugares de la vena, y así el área de la sección transversal varía inversamente a los cambios de velocidad. Por ejemplo, si una vena tuviera que fluir directamente hacia abajo por una pendiente de plexiglás mientras se acelerara a causa de la gravedad, debería estrecharse al avanzar. (En un trayecto de unos 10 centrímetros, no obstante, la resistencia debida a la viscosidad al resbalar por el plexiglás contrarresta a la aceleración y, por tanto, el área de la sección transversal se mantiene constante.)

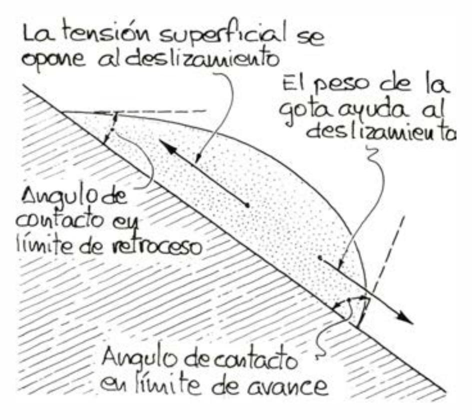
Nakagawa y Scott presentaron datos del área y la forma de las secciones transversales a lo largo de una vena de meandros estables. A partir del tubo de descarga, y a lo largo de unos siete centímetros, la vena desciende casi en línea recta, estrechándose y manteniendo una sección transversal simétrica con su punto más alto en el centro. Pasados los siete centímetros, la vena zigzaguea varias veces, con los codos conectando tramos relativamente rectos y sesgados hacia uno u otro lado de la placa. En los meandros el área de la sección transversal varía, siendo mayor inmediatamente antes de los codos y menor en éstos. O sea, la corriente es lenta inmediatamente antes de los codos y más rápida en ellos.

Las secciones transversales en los meandros son asimétricas porque el punto más alto está descentrado. Llamaremos cresta a la parte más profunda de cada sección. En cada tramo diagonal recto la cresta se sitúa del lado más bajo de la vena. Un poco antes de cada codo, la cresta cruza la vena, para descender a lo largo del borde exterior del codo y, luego, a lo largo del lado más bajo del tramo diagonal siguiente.

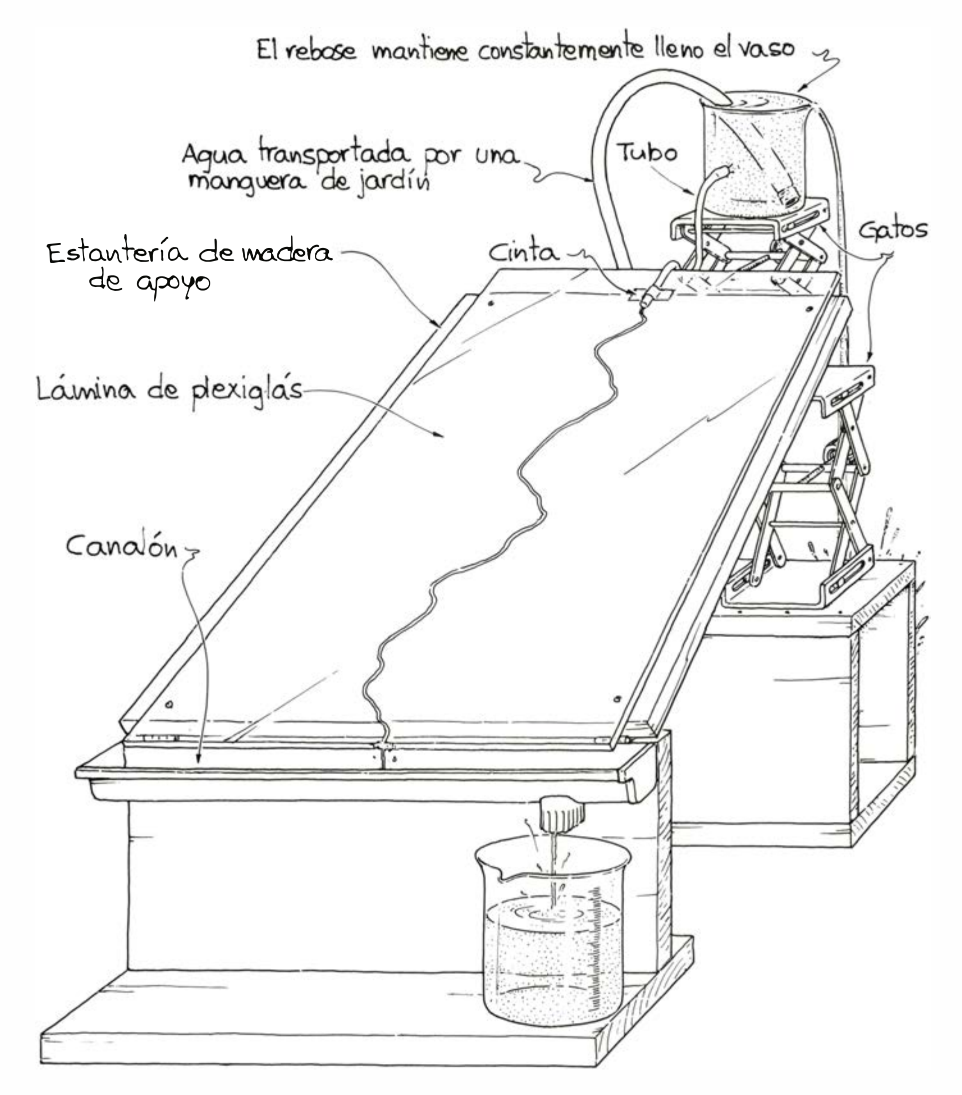
Sostienen Nakagawa y Scott que la cresta es la causa de los meandros. En una vena de sección transversal simétrica las fuerzas debidas a la tensión superficial en cada costado de la vena se contrarrestan. Pero si la sección transversal es asimétrica, la fuerza es superior sobre el costado de la cresta que sobre el costado poco profundo, lo cual produce una fuerza resultante dirigida hacia este último.

La cresta aparece primeramente en el punto donde la vena desciende aproximadamente en línea recta desde el tubo de descarga. Cabe pensar que la cree la contaminación, la rugosidad microscópica de la placa o alguna turbulencia inadvertida de la vena. El caso es que la fuerza neta que origina la cresta desvía el chorro y lo proyecta hacia el primer tramo diagonal de un meandro.

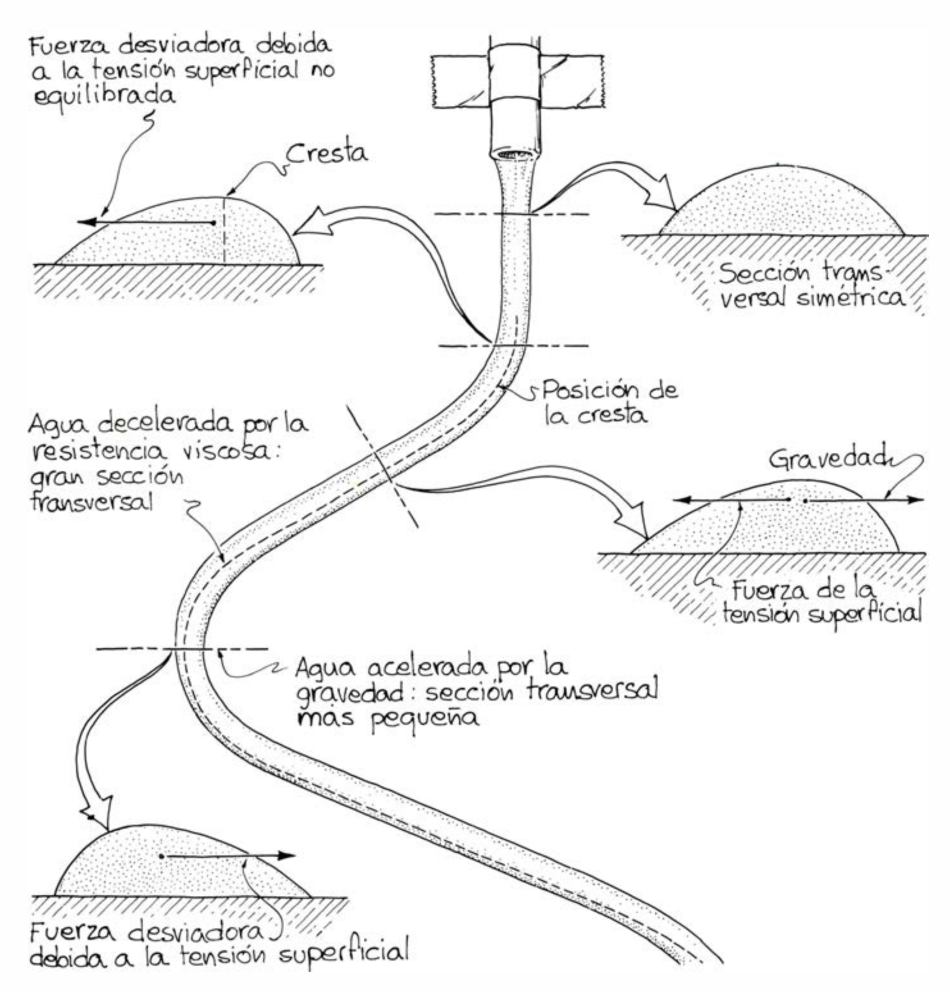
Este tramo diagonal puede mantenerse estable frente a la atracción gra-



6. Gota en equilibrio

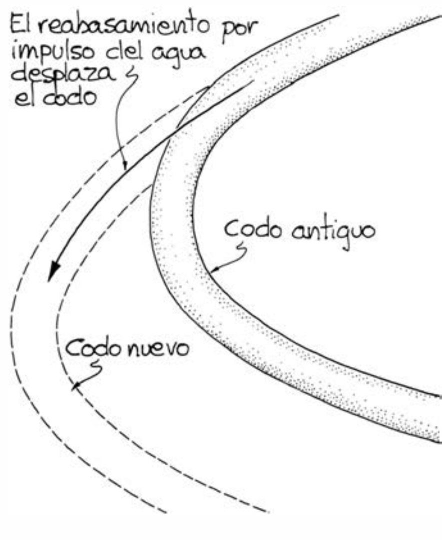


7. Montaje casero para estudiar los meandros



8. Un meandro con sus secciones transversales

vitatoria porque entonces la cresta se encuentra en el lado más bajo y sobre ella actúa una fuerza dirigida hacia arriba. Esta situación es similar a la de una gota adherida a una superficie inclinada, que se mantiene en su sitio gracias a la fuerza neta debida a la tensión superficial. Como en el caso de la gota, el ángulo de contacto es grande



9. Migración de un codo

en el lado de abajo y pequeño en el de arriba.

Sin embargo, cuando el agua fluye por el tramo diagonal, la gravedad ya no la acelera con la misma intensidad que cuando corría derecha hacia abajo. La resistencia encontrada en la placa debido a la viscosidad disminuye la velocidad del agua, aumentando el área de la sección transversal y también el ángulo de contacto en el lado más bajo. Así, inmediatamente antes de un codo, el ángulo de contacto en ese lado más bajo rebasa el límite de avance y el agua comienza a correr derecha hacia abajo.

Si no fuera por la continua presencia de la cresta, la vena proseguiría en esa dirección. Pero al inicio de la caída, la cresta salta de un lado a otro de la vena y, así, la fuerza que ejerce aquélla desvía a ésta para producir otro tramo diagonal recto. Este viraje es el codo del meandro.

Durante mis experiencias observé varias características más del flujo del agua que baja por una pendiente. Normalmente las gotas resbalaban hacia abajo, zigzagueando levemente si es que lo hacían. Análogamente, las venas de poco caudal solían serpentear poco. En la parte superior de la placa, los meandros, muy marcados, presentaban curvas pronunciadas, pero los codos más abajo eran ya suaves. A veces me encontraba con que una vena presentaba fuertes meandros en la parte superior de la placa y otros más débiles cerca del final con cursos prácticamente rectos entre meandros. ¿Cómo explicar estos fenómenos?

Mi opinión es que, cuando una gota deslizante forma una sección transversal asimétrica, la fuerza debida a esa asimetría restaura enseguida la simetría. Momentáneamente la gota se desvía hacia un lado, pero no va muy lejos por ese trayecto sesgado. Además, como tiene menos masa que una vena, puede que le afecten más la contaminación y las irregularidades de la superficie. El resultado es un trayecto muy zigzagueante.

El trayecto que sigue una vena de bajo caudal parece depender notablemente del tramo recto inicial. Tras crear una vena así, la obstruí poniendo un trozo de tela cerca del tubo de descarga. Cada vez que dejaba correr libremente el agua, la vena adquiría un aspecto diferente, a veces un meandro pronunciado y, otras, uno suave, o bien no se formaban meandros. El contorno de la vena parecía depender del modo en que se soltaba el remanso de agua contenido por la tela. Evidentemente, si en el curso recto inicial no se generaba una cresta importante, la vena serpenteaba débilmente, mientras que una vena con una buena cresta o una turbulencia intensa originaban un meandro marcado. El trayecto del descenso inicial persistía, indicando que la primera porción mojada de la placa determinaba la dirección del flujo.

En muchos de mis tanteos comencé con un caudal bajo y un meandro suave. Conforme aumenté el caudal el primer meandro cambió de sitio pendiente abajo, presumiblemente porque la fuerza debida a la cresta necesitaba más tiempo para desviar el chorro. Además, éste comenzó a modificarse formando meandros más pronunciados con diagonales más largas y codos más separados. Esto parece deberse al flujo del agua por dentro de la cresta en los tramos diagonales. O sea, al acercarse a un codo, el agua lo rebasa antes de comenzar a caer placa abajo. Este rebasamiento persiste y, por ello, el codo se desplaza placa abajo y lateralmente; la diagonal se alarga.

Pasado un rato, los tramos diagonales entre codos empezaron a deslizarse placa abajo, porque la resistencia vis-

cosa sobre ellos restaba velocidad al chorro, con lo que aumentaba la sección transversal y también el ángulo de contacto inferior. Y, en cuanto ese ángulo sobrepasa el límite de avance, el tramo diagonal comenzaba a resbalar. Si resbalaba más deprisa que el codo, se venía abajo, separándose de éste y formando uno nuevo más cerca del centro de la placa. Al deshacerse el codo antiguo, el agua que contenía bajaba rápidamente por la placa.

Al incrementar aún más el caudal, la vena comenzaba a deshacerse, a menudo en los tramos diagonales: a veces desprendía no sólo un codo antiguo, sino también porciones de alguna diagonal. La parte intacta de la vena generaba rápidamente un codo nuevo, el cual podía curvarse en el mismo sentido que el anterior o bien en el contrario. Este rápido desplome y desprendimiento de tramos aislados de la vena producía la ilusión de que la parte mayor latigueaba por toda la placa, impulsando el agua hacia el extremo inferior bajo todo un abanico de ángulos.

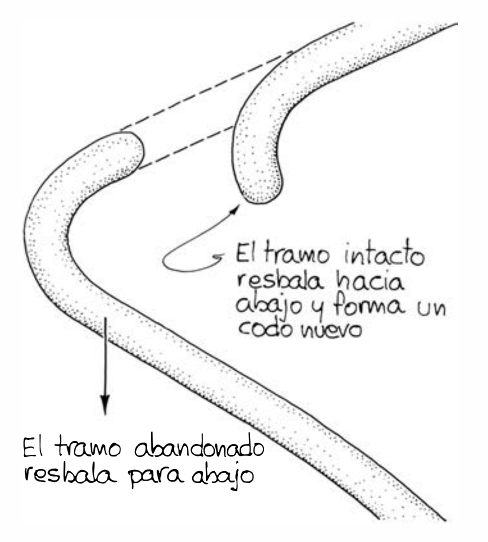
En una serie de pruebas con un meandro estable me valí de una jeringa para inyectar colorante de cocina en la vena. Sin el color la estabilidad del meandro favorece la impresión de que el flujo es pausado. Con el colorante se patentiza cuán rápidamente se mueve el agua.

Tras introducir el color, la vena no tardó en aclararse, salvo en los costados superiores de las diagonales de los meandros. En éstos el color persiste varios segundos más, lo que sugiere que ahí la corriente avanza más lenta que a través de las crestas de los lados inferiores.

Seguidamente introduje una cantidad menor de colorante a velocidad constante. En las zonas en que el flujo era más rápido, el color resultaba demasiado tenue para apreciarlo, pero en las que parecía más pausado se hacían visibles pequeñas porciones de color.

En estas pruebas me di cuenta de otra singular característica de los meandros estables. En ocasiones, en la corriente aparecían unos tramos de sección más ancha, que llamé caracoles. Estos podían permanecer inmóviles durante un rato y luego desplazarse poco a poco, a lo largo de la corriente, causando a menudo el desplome de un meandro.

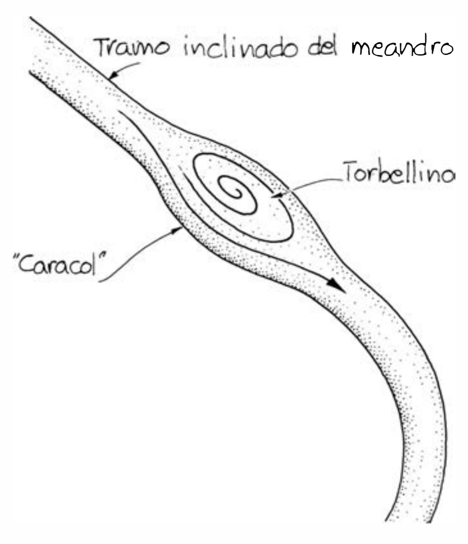
Con una lupa examiné el flujo del color a través de un caracol. Descubrí así que en el costado superior el agua se arremolinaba y los hilos de color se rizaban y formaban lazos en toda la zona, moviéndose tanto aguas arriba



10. Desplome de una diagonal

como aguas abajo. Comprendí entonces por qué un caracol puede hacer que un meandro se desplome. La formación del remolino en el costado superior del caracol obliga al agua del costado inferior a fluir más deprisa y con mayor turbulencia. De este modo, el ángulo de contacto en este costado puede superar el límite de avance, con lo que sobreviene el desplome. Otra posibilidad es que el remolino aumente de tamaño bruscamente, desorganizando el flujo en la porción sesgada y desviándolo hacia abajo.

Estudiando más la adherencia de las gotas y el zigzagueo de las venas de agua pueden aprenderse muchas cosas. Podría investigarse de qué modo la adición de alcohol al agua altera los resultados que he descrito. (El alcohol rebaja la tensión superficial del agua.) ¿Zigzaguean los fluidos viscosos tales como el almíbar frío? ¿Depende ese movimiento de la mayor rugosidad de la superficie inclinada?



11. Flujo dentro de un "caracol"

Libros

Modelos económicos, teoría neutralista y sobre el juego, la magia y la fábula en la ciencia

Francisco Domínguez del Brío, Antonio Prevosti, Miguel de Guzmán, Angel Guerra y Francisco Rodríguez Adrados

MODELOS ECONÓMICOS, por David Anisi. Alianza; Madrid, 1984. Nos hallamos ante un texto de introducción a la macroeconomía moderna, especialmente pensado para servir de libro de referencia en un tercer curso de la carrera de ciencias económicas en España. A lo largo del mismo se nota la inquietud del autor por expresarse, a la vez, con rigor y claridad, objetivos que, con contadas desviaciones de la norma general, se cumplen en todas sus páginas. Tal es la principal virtud del texto: la finalidad pedagógica que se persigue y alcanza; si bien parece apropiado advertir también que algunos medios empleados en aras de esa finalidad contribuyen a complicar en algunas instancias el propio análisis, más que a simplificarlo. Eso es lo que ocurre con la exposición de las diversas cuestiones en términos gráficos, obstinándose sistemáticamente en una huida del instrumental simbólico matemático por simple que fuere, en especial cuando triviales operaciones pueden resumir párrafos extensos a la vez que complementan el propio gráfico.

Por otra parte, al margen de la virtud formal aludida, el interés central de la presente obra radica en el propósito de presentar el comportamiento del sector productivo de la economía de un modo alternativo al convencional, e integrarlo con el resto de sectores (de bienes de nueva producción, monetario y exterior) que conforman un modelo marcroeconómico completo.

Los modelos macroeconómicos tradicionales de las últimas décadas responden a lo que se conoce como la "síntesis neoclásica", síntesis que pretende recoger varios de los postulados de J.M. Keynes, así como algunas de las proposiciones de la "teoría económica neoclásica". De esa síntesis constituye expresión el sistema de análisis IS-LM. El llamado modelo IS-LM es un modelo de carácter general que, como casos extremos y para ciertas hipótesis, ofrece los resultados keynesianos puros o los resultados neoclásicos puros.

Sin embargo, el modelo IS-LM, para que tenga solución, exige un postulado nada válido: que el nivel de precios sea exógeno. Para poder determinar el nivel de precios dentro del modelo se hace preciso utilizar la ecuación que representa el equilibrio en el sector productivo de la economía –sector cuyo elemento definitorio es el mercado de trabajo–. La síntesis neoclásica ha manejado con esta intención los resultados manifestados por la "teoría microeconómica neoclásica" cuando enseña que la demanda de equilibrio de los factores productivos se obtiene igualando los precios de dichos factores a su productividad marginal. Para llegar a este resultado es condición necesaria el supuesto de que los rendimientos de aquellos factores sean decrecientes.

Precisamente la exposición de este último punto es lo que confiere originalidad a la obra que nos ocupa. En efecto, el autor, después de desarrollar una serie de modelos típicos en los contenidos de cualquier manual introductorio o intermedio existente ya en la bibliografía disponible, pretende integrar en los modelos IS-LM tradicionales un sector productivo en el que se supone que los rendimientos marginales de la producción son constantes. Esta hipótesis no es nueva, tal y como Anisi reconoce, sino que goza de un amplio historial en la evolución reciente de la teoría económica. No obstante, el tratamiento que en el libro se ofrece de este tema se hace desde la perspectiva abierta por P. Sraffa y sus estudios sobre la teoría del valor en D. Ricardo y, secundariamente, en K. Marx. En este sentido, sí que resulta peculiar que el supuesto de los rendimientos constantes (analizado según los esquemas de Sraffa) se introduzca en un texto de macroeconomía como el de David Anisi, cuyo cuerpo teórico central es la síntesis neoclásica con la incorporación de una función de producción y de un mercado de trabajo.

El proyecto nos parece respetable y, sin duda, ambicioso, pero nótese que no es compartido por otros distinguidos autores de textos de macroeconomía como L. A. Rojo (*Renta, precios y balanza de pagos*), R. Dornsbusch y S. Fischer (*Macroeconomics*), K. Cuthberston (*Macroeconomic Policy. The New Cambridge, Keynesian and Monetarist Controversies*), R. Levacic y A. Rebmann (*Macroeconomics*) o G. Ackley (*Macroeconomic Theory*), por no alargar más la lista. Quizá la razón principal para la discrepancia estriba en que la reformulación sraffiana de la teoría del valor, aparte de su complejidad, dista aún, en nuestra opinión, de poder aportar un conjunto de proposiciones sistemáticas al modo de las ofrecidas por la teoría microeconómica moderna. Con lo que precede no deseamos restar ningún mérito a Anisi, aunque sí señalar junto a unas obvias virtudes y aspectos positivos lo que entendemos como destacables limitaciones.

Si bien el libro está dividido en seis secciones, el texto consta de dos grandes partes. En la primera de ellas, del capítulo I al XII, se presenta el modelo desarrollado por la síntesis neoclásica, y cuyo estudio detallado suele ser el objeto de los textos elementales e intermedios de macroeconomía. Hemos de reiterar que el modelo está expuesto de manera muy fácil y asequible para poder ser seguido por personas con escasa formación en estos temas. Más todavía, la preocupación pedagógica del autor se traduce en el empeño por dibujar con nitidez las analogías y diferencias entre la síntesis neoclásica, en cuanto construcción formal de referencia, el keynesianismo puro y las posiciones neoclásicas estrictas. Desde nuestro punto de vista es aquí donde la obra que reseñamos cotiza más enteros y resultará de gran utilidad su uso en las aulas.

Como sugerencias para futuras ediciones del libro pensamos que deberían tomarse en consideración tres aspectos importantes. En esa primera parte de la obra se echa en falta una breve exposición sobre cuestiones básicas de contabilidad nacional. Por ser un manual introductorio a la macroeconomía, creemos que no estaría de más un conciso capítulo preliminar dedicado a cubrir dicho objetivo. A su vez, los modelos presentados coinciden con los habitualmente empleados en el análisis macroeconómico, lo cual parece correcto habida cuenta de la finalidad de la obra. Sin embargo, algunos de estos modelos comportan limitaciones de relieve; pensemos, por ejemplo, en la función de consumo, la función de inversión, la curva de Phillips, etcétera.

Aunque fuera en un nivel meramente introductorio, sería acertado que los estudiantes adquiriesen cierto sentido crítico acerca de las limitaciones de tales modelos exhibidos, y para su formación, nada mejor que apuntarles al menos las explicaciones alternativas existentes. Lo mismo cabría decir sobre las nuevas tendencias en macroeconomía, como son, entre otras, la teoría de las expectativas racionales o los modelos con equilibrio racionado..., temas no abordados en el texto ni tan siquiera en un mero plano intuitivo. Por último, una sugerencia concerniente a la forma: facilitaría mucho el estudio de los bien construidos gráficos si estuvieran situados en la misma página (o en la de al lado) que la prosa que los explica. Se trata de una precisión editorial que los lectores van a agradecer mucho, a fin de no tener que ir "bailando" constantemente las páginas.

La parte segunda del volumen arranca, según hemos apuntado, del capítulo XIII y sigue hasta el final. En ella es donde se acoge como característica diferencial la cuestión antes referida de los rendimientos de la producción constantes y sus consecuencias en la distribución del producto, todo ello visualizado desde la reformulación de la teoría del valor de Sraffa. El grado de claridad expositiva de esta segunda parte disminuye sensiblemente, siendo probable causa el que los problemas objeto de ensayo resultan de por sí más complejos.

En todo caso, nuestra impresión al pasar de la primera a la segunda parte es que surge una discontinuidad notoria, independientemente de que ambas, hemos de repetirlo, están bien formuladas por separado con las matizaciones ya comentadas. Y es que opinamos que el experimento probado por Anisi resulta ingenioso, si bien los resultados no responden al interés suscitado. En efecto, por un lado nos quedamos con una buena presentación de la síntesis neoclásica, y, por otro, con un resumen parcial de la teoría del valor sraffiana. Relacionar e integrar con coherencia ambos cuerpos de doctrina, esto es, lograr la meta perseguida por el autor, es díficil, entre otras cosas porque los modelos utilizados no son complementarios. (F. D. B.)

THE NEUTRAL THEORY OF MOLECULAR EVOLUTION, por Motoo Kimura. Cambridge University Press; Cambridge, 1983. El desarrollo de la genética molecular ha abierto la posibilidad de estudiar un nuevo nivel de la evolución. Primero indirectamente, mediante la secuenciación de las proteínas, y actualmente de una manera directa, mediante la secuenciación del ADN, se ha hecho asequible conocer el mensaje genético que codifica la información de los seres vivos. Así se ha visto que el sistema de codificación utilizado por el ADN y las proteínas admite mucha variabilidad, sin afectar a la información que porta o afectándola cambiando sólo mínimamente la eficacia funcional del organismo. Motoo Kimura fue uno de los primeros en darse cuenta de ello, lo que le llevó a formular, en 1968, las primeras ideas de su teoría neutralista de la evolución molecular, que presenta en el libro que comentamos, con un nivel de formalización muy elaborado y, al mismo tiempo, con gran claridad.

En la teoría neutralista Kimura desarrolla un modelo del mecanismo de la evolución molecular coherente con las observaciones realizadas sobre la variabilidad, tanto intra como interespecífica, en las moléculas codificadoras de la información en los seres vivos. Estas observaciones le llevan a concluir que la mayor parte de la variabilidad y los cambios evolutivos de estas moléculas, al no afectar o sólo afectar mínimamente la eficacia funcional del organismo, no están dirigidos por la selección natural. Los capítulos 4, 5 y 7 tratan especialmente de estas observaciones. La constancia en el tiempo de la tasa de substitución de aminoácidos en las proteínas, sin que se altere esencialmente la función y la estructura terciaria de las moléculas, es una de estas observaciones. Otras son que las proteínas y las partes de las mismas funcionalmente menos importantes cambian más deprisa que las importantes, que las substituciones de aminoácidos conservativas de la estructura y función de las proteínas son más frecuentes que las disruptivas, que la eliminación selectiva de mutantes claramente deletéreos es mucho más frecuente que la selección darwiniana positiva de mutantes definidamente ventajosos.

En el capítulo 7 trata de los datos sobre los ácidos nucleicos. Indica que en los ARN de transferencia los cambios que se presentan conservan los apareamientos entre nucleótidos necesarios para mantener la estructura funcional de la molécula. En el ADN es alta la tasa de substituciones sinónimas de nucleótidos, que no determinan substituciones de aminoácidos en las proteínas codificadas. Especialmente rápida es, asimismo, la evolución de los segmentos de ADN que no corresponden a la parte codificadora de los genes, con la excepción de los lugares donde las secuencias de nucleótidos constituyen señales reconocidas por las proteínas que actúan en el funcionamiento de los genes. También la evolución es rápida en los intrones y en los segmentos de ADN que separan los genes. Los valores más altos en la frecuencia de substitución de nucleótidos se encuentran en los pseudogenes o "genes muertos", como dice Kimura que sería preferible llamarlos, por ser genes que han perdido su naturaleza funcional.

Kimura analiza detalladamente todas estas situaciones, considerándolas desde el punto de vista de la teoría neutralista y desde las interpretaciones opuestas. Su principal conclusión es que todas estas observaciones se interpretan en forma unificada y cuantitativa dentro del armazón de la teoría neutralista, si se incorpora a ésta el concepto de selección estabilizadora. En este sentido, la selección estabilizadora frena la evolución molecular, manteniendo las secuencias de nucleótidos en el ADN y de aminoácidos en las proteínas en las regiones codificadoras de información y tanto más cuanto más importante sea la información. Los cambios en estas moléculas se acumulan, principalmente, en las regiones no afectadas por esta selección. De ello concluye Kimura que la evolución molecular se debe, en su mayor parte, a deriva genética y no a la selección darwiniana positiva.

Tiene especial interés el apartado del capítulo 5 que trata de la duplicación génica, como vía para la emergencia de genes con una nueva función. La existencia de copias de un mismo gen permite que una de ellas se libere del efecto de la selección estabilizadora. Esto posibilita que la deriva genética opere más fácilmente sobre mutantes que antes de la duplicación hubieran sido eliminados por la selección. Así pueden fijarse mutantes deletéreos para la función ordinaria del gen; pero es posible que algunos de ellos sean útiles para la adaptación a un nuevo ambiente o para dar origen a una nueva función. El relajamiento de la selección natural estabilizadora puede ser un prerrequisito para un avance evolutivo importante. La duplicación permite a los genes hacer experimentos evolutivos que antes tenían prohibidos por el efecto de esta selección.

El origen de nuevos genes por duplicación de genes preexistentes, de nuevas proteínas a partir de proteínas anteriores, de nuevos órganos por diferenciación de los antiguos duplicados o múltiples, resuelve una antigua dificultad de la teoría de la evolución por selección natural. El origen, totalmente "de novo", de un gen, de una

proteína o un órgano, requeriría un proceso de acumulación de información muy largo, lento y que es difícil comprender que estuviese dirigido por la selección natural, sobre todo en sus primeras fases. Resulta mucho más fácil de entender la construcción de nuevas propiedades a partir de las antiguas, por acumulación en éstas de modificaciones más o menos importantes. Puesto que la variabilidad utilizada por la evolución procede de las mutaciones al azar, en términos de probabilidad el origen de nuevas propiedades por modificación de las antiguas constituye una gran simplificación respecto a un proceso que requiriera elaborar totalmente de nuevo estas propiedades.

En la teoría neutralista Kimura encuadra la variabilidad y la evolución molecular en la genética de poblaciones. Por tanto, su teoría es un modelo que formaliza cuantitativamente el mecanismo de la evolución molecular de acuerdo con los mecanismos de transmisión hereditaria. El desarrollo de esta formalización lo presenta principalmente en los capítulos 3 y 8. En el 6 resume los conceptos y formalizaciones fundamentales de los que la genética de poblaciones se sirve para explicar la acción de la selección natural y sus consecuencias. Considera que, "para apreciar adecuadamente la teoría neutralista, es esencial comprender correctamente el papel que tiene la selección natural en el cambio y la conservación de las frecuencias génicas en las poblaciones naturales". Algo más adelante añade: "aunque desde Darwin la biología ha progresado mucho, su teoría de la selección natural sigue siendo la única científicamente aceptable para explicar por qué los organismos están bien adaptados a su ambiente".

Kimura, en la formación cuantitativa de su teoría, elige uno de los modelos conceptualmente más sencillos de la genética de poblaciones y esto le da gran solidez científica y la hace estéticamente atrayente. Así, al considerar que la variabilidad molecular es neutra o casi, los factores que determinan el cambio evolutivo a partir de dicha variabilidad sólo pueden ser la mutación y el número limitado de individuos de las poblaciones. En virtud de ello, los cambios evolutivos siguen un proceso estocástico basado en la aleatoriedad del mecanismo mendeliano de la transmisión hereditaria. Por esa razón, la teoría neutralista constituye un hito de la genética de poblaciones, ya que formaliza una situación en que la transmisión mendeliana aleatoria tiene el principal papel en la producción de los cambios evolutivos.

En el capítulo 9 trata del problema del mantenimiento de la variabilidad en el plano molecular, ponderando la solución neutralista frente a las interpretaciones alternativas. Termina el libro con un último capítulo de resumen y conclusión. Los capítulos 1 y 2 son una introducción histórica sobre el desarrollo de las teorías evolutivas desde Lamarck a la genética de poblaciones y hasta la propuesta de la teoría neutralista. En esta parte del libro hace hincapié en que es una exageración de la teoría sintética admitir que prácticamente no existen mutaciones neutras. No obstante, aunque esto es cierto en algunos de los autores más representativos de esta teoría, no puede generalizarse a todos.

La teoría neutralista de la evolución molecular debe ser conocida y valorada justamente por todo científico interesado en la evolución biológica. El libro de Kimura nos ofrece una fuente directa para conseguirlo, en la que está muy claramente formulada. (A. P.)

RUEDAS, VIDA Y OTRAS DIVERSIONES MATEMÁTICAS, por Martin Gardner. Labor; Barcelona, 1985. Un nuevo libro de juegos matemáticos de Martin Gardner en castellano es una buena noticia para todos los degustadores del buen juego matemático, para todos los admiradores y seguidores de Martin Gardner... y debería serlo también para todos los que tratan de captar el sentido de las matemáticas y de transmitirlas eficazmente a cualquier nivel. Y éste de forma especial.

El juego es, por muchos motivos, una actividad saludable. El *homo ludens* ha sido, desde siempre, el hombre creador de ideas, de cultura y de arte orginales. El juego nos sustrae de las situaciones rutinarias de nuestra existencia normal, donde sólo vale lo que siempre ha valido, y transporta nuestro espíritu a regiones donde vale casi cualquier cosa que nos propongamos. La matemática es, entre todas las ciencias, la que por su propio modo de ser puede beneficiarse y de hecho se ha beneficiado más del espíritu de juego y ensoñación estética. Muchos de los grandes momentos de su historia en que se han abierto nuevos senderos están impregnados del espíritu lúdico de los hombres que supieron llenar sus ocios con preguntas curiosas, aparentemente inútiles, que luego resultaron ser extraordinariamente fecundas para el desarrollo global de la matemática.

Entre las piedras (*psefoi,* cálculos) con las que los pitagóricos jugaban a su ontología matemática y en las cuerdas de la lira cuyos acordes regía el número, nació una de las más fecundas ideas de la cultura occidental: la convicción de la inteligibilidad del cosmos mediante la razón matematizante. Los desarrollos de la matemática griega clásica, ciencia libre por excelencia, fueron perseguidos fundamentalmente para satisfacción lúdica y estética de la mente. En épocas más recientes, ramas enteras de la matemática han tenido asimismo un origen y desarrollo claramente lúdicos. La teoría de grafos, uno de los campos que subyace a una variedad enorme de aspectos importantes, tanto de la actividad cotidiana como de las más diversas ciencias, tuvo su origen en un acertijo famoso, el de los siete puentes de Königsberg, resuelto y sistematizado por Euler. La teoría de la probabilidad, base que ha posibilitado el desarrollo de la física moderna, de la economía y tantas otras ciencias, permitiendo un cierto dominio de la incertidumbre presente en ellas, nació con Cardano en el *Liber de ludo aleae* (Libro del juego de los dados) y adquirió carta de naturaleza matemática con Pascal y Fermat. En la matemática de todos los tiempos ha habido muchas preguntas indistinguibles del acertijo aparentemente intrascendente. He aquí unos cuantos de los problemas abiertos desde hace cientos de años que harán famoso a quien sea capaz de resolverlos: ¿Será verdad que todo número par se puede escribir como suma de dos números primos (por ejemplo 32=19+13)? (conjetura de Goldbach); ¿será verdad que existen *infinitos* pares de números primos cuya diferencia es 2? Por ejemplo (17,19), (41,43), (107, 109),... (conjetura sobre números primos gemelos); ¿será verdad para todo número entero n mayor que 2 que no existen enteros x, y, z mayores que cero tales que $x^n+y^n=z^n$? (conjetura de Fermat).

Por otra parte, la enseñanza de la matemática está sufriendo una seria crisis, tanto en sus métodos como en sus contenidos. Entre los mayores males que aquejan su metodología se encuentran, a mi parecer, la excesiva abstracción, la absurda insistencia en una formalización prematura, el énfasis desmesurado sobre el rigor que amenaza con convertirse en el *rigor mortis,* en la ausencia de apoyo sobre una intuición basada en la experiencia manipulativa de ideas e imágenes espaciales... Todo ello suele ser la causa del aburrimiento dominante en nuestras aulas y de la ausencia de motivación en

la mayor parte de nuestros alumnos. Es aquí donde el espíritu lúdico puede ayudar eficazmente. Existen juegos interesantes para despertar el apetito por casi cada uno de los temas que se pueden proponer adecuadamente en la enseñanza matemática actual. Pero, más importante aún, cuando uno ha comenzado a saborear el ejercicio lúdico y estético presente en el juego matemático, sin transición brusca se encontrará fácilmente arrostrando los retos de lo que llamamos matemática seria con el mismo espíritu divertido que lleva a tantos matemáticos a enfrascarse por años con fruición en sus problemas.

Los libros de Martin Gardner han contribuido enormemente en Estados Unidos y en otros países en la labor de extender el gusto por la matemática. Desde hace unos pocos años tenemos en castellano cerca de una decena de sus colecciones de juegos matemáticos, en gran parte recopilaciones de los artículos por él publicados en *Scientific American* (*Investigación y Ciencia*) desde los años 50. ¿En qué consiste el éxito de Martin Gardner como escritor de recreaciones matemáticas? Son muchos los elementos que distinguen sus obras y les dan un tinte muy peculiar que salta a la vista cuando uno los compara con los clásicos tales como Rouse Ball, Dudeney, Kraïtchik... o bien con otros más recientes como Northrop, O'Beirne...

La selección de sus juegos es muy variada, amena, tocando muchas cuerdas diferentes, con una preocupación centrada más en la satisfacción del lector que en la demostración de originalidad y profundidad. Martin Gardner aprovecha con profusión la colaboración de la amplia red de amigos y admiradores, matemáticos profesionales y aficionados con los que mantiene una comunicación fluida. Su información matemática es muy adecuada y acierta con tino extraordinario en la presentación apropiada de temas profundos y nada fáciles de hacer asequibles al no iniciado. Es muy cuidadoso en citar sus fuentes mediante indicaciones bibliográficas de interés y alusiones constantes en sus notas a su numerosa y valiosa correspondencia. La exposición de Gardner suele estar armoniosamente complementada, no presentando solamente el juego o recreación en cuestión, sino también la matemática que lo envuelve, sin desdeñar sus posibles contactos con otras ciencias, ni tampoco la anécdota interesante ni la filosofía que pueda desprenderse de la situación. Como he comentado en la recensión de una de sus obras más recientes ("The Whys of a Philosophical Scrivener", *Investigación y Ciencia,* diciembre de 1983), Martin Gardner tiene una vena filosófica poco conocida entre nosotros. Esta faceta, así como sus aficiones literarias y su gran erudición en ambos campos, proporcionan a sus escritos una notable brillantez, amenidad y profundidad que los destaca claramente entre los clásicos y los modernos. Su estilo literario es sencillo, estéticamente agradable y fácil de seguir, eludiendo aspectos excesivamente técnicos que estarían claramente fuera de lugar. La presentación externa de sus obras, en las ediciones americanas, es normalmente muy cuidada. Por fortuna, la presentación material en castellano de la obra que nos ocupa es tan cuidada o más que la edición en inglés. La traducción realizada por Luis Bou es muy ágil y acertada.

La evolución de las recreaciones matemáticas de Martin Gardner desde sus primeras columnas de *Scientific American* hasta esta reciente recopilación que comentamos es bastante clara. Las

primeras estaban más cercanas a las obras de los rompecabecistas de corte clásico. A lo largo de los años Gardner ha ido ganando aceptación dentro de la comunidad matemática internacional, debido, por una parte, al indudable valor polifacético de sus aportaciones, pero también al hecho de que la matemática actual se ha ido desarrollando muy particularmente a lo largo de líneas muy afines a las del juego matemático. Las aplicaciones de la matemática discreta, geometría combinatoria, teoría de grafos, teoría de cuerpos convexos, con sus múltiples ramificaciones, aparecen en efecto en la actualidad como herramientas muy poderosas para el ataque de problemas del tipo más variado en campos tales como biología molecular, cristalografía, mecánica cuántica, programación lineal, diseño de circuitos, programación de ordenadores... Esta aceptación de Gardner se ha puesto de relieve de forma muy especial en una publicación-homenaje a él ofrecida en su jubilación, *The Mathematical Gardner,* con aportaciones de muchos matemáticos importantes tales como R. Guy, C. Berge, Chvátal, Grünnbaum, Coxeter, en la que se designa a Gardner como "el mejor expositor y vulgarizador de matemáticas del mundo". Este reconocimiento paulatino de la obra de Gardner en el mundo matemático ha ido enriqueciendo su obra con aportaciones cada vez más profundas e ingeniosas provenientes de personas de gran capacidad matemática.

A mi parecer, la obra aquí recensionada, *Ruedas, Vida y otras diversiones matemáticas,* es de entre todas las publicadas por Gardner, en la que las virtudes que he señalado brillan con más esplendor. Su estructura no difiere de las otras colecciones de recreaciones de *Investigación y Ciencia* anteriormente publicadas. Hay capítulos temáticos, por ejemplo el 2, *El análisis diofánico y el último teorema de Fermat,* el 4, *Alephs y tareas sobrehumanas,* dedicado a algunos aspectos de la teoría de conjuntos de Cantor, temas matemáticos expuestos con gran maestría, otros con análisis nuevos de juegos antiguos y con juegos más modernos como el capítulo 11, *El juego de Halma,* el 14, *Nim y Podaarbustos,* terminando con tres capítulos 20, 21, 22, dedicados al interesante juego de la Vida, de John Conway, que se ha hecho merecidamente famoso por su propio valor y por sus implicaciones en los juegos de ordenador, actualmente tan de moda.

El cuerpo de cada artículo es seguido por una sección donde se presentan las soluciones de los rompecabezas con que ha salpicado la descripción de los temas que trata. A continuación, una sección de notas contiene los complementos en que relata las contribuciones surgidas en la correspondencia a propósito del tema de sus muchos lectores y amigos, terminando con una bibliografía cuidadosamente escogida para aquellos que quieran adentrarse más en el tema. (M. G.)

Ecología. entre la Magia y el Tópico, por Jordi Flos. Ediciones Omega; Barcelona, 1984. Una de las notas características de un maestro, y el profesor Ramón Margalef lo es en ecología, es la de crear escuela. Generalmente el primer contacto entre discípulo y maestro se establece en las clases que éste imparte explicando el programa de la asignatura. Ya entonces, pese a la relativa inmadurez del alumno, éste es capaz de distinguir al auténtico maestro, entre otras cosas, porque sus explicaciones no son exposiciones tediosas de un recetario impartido con mayor o menor acierto didáctico, sino una tarea en la que conceptos y teorías se desarrollan con originalidad y lozanía, lo que hacen de la asignatura algo vivo y sugerente.

Sin detenernos en consideraciones sobre la relación personal entre el discípulo y el maestro, que es la más importante, hay otro tipo de relación en que las cualidades del verdadero profesor se manifiestan con nitidez. Nos referimos a reuniones o seminarios informales que convocan a postgraduados de diferentes disciplinas científicas, desgraciadamente infrecuentes en nuestra universidad. Por suerte, en el departamento de ecología de la Universidad de Barcelona, que dirige Margalef, se mantienen desde hace años todos los jueves reuniones de este tipo, denominadas familiarmente "sesiones de magia". En ellas, matemáticos, físicos, químicos, filósofos, psiquiatras, ingenieros y biólogos de distintas especialidades plantean y discuten abiertamente sobre temas muy dispares, aunque conservando siempre la ecología como telón de fondo.

En este ambiente creativo se ha gestado el libro que Jordi Flos, profesor de ecología de la Universidad de Barcelona, ha publicado bajo el título que reseñamos. El mismo autor reconoce en el prólogo que el libro es fruto en gran parte de las reuniones de ecología de los jueves. Pero sobre todo es evidente otra observación: "la mayor parte de las ideas que se exponen surgieron de la inagotable imaginación del profesor Margalef".

Por otra parte, era obligado, y así lo hace el autor, expresar un agradecimiento profundo a todos los participantes en las sesiones de los jueves, pues, aunque uno sea el autor del libro en cuestión, en todo él subyace un esfuerzo colectivo.

No obstante, este libro de ciento veinte páginas dista bastante de ser una mera reproducción ordenada de las discusiones mantenidas por ese grupo de personas sobre los objetos formales (informales) tratados en los citados encuentros. Flos ha manejado los temas que componen los cuatro capítulos del libro con destreza y oficio, a los que añade un ligero tono lúdico, que se advierte desde la misma dedicatoria. Consigue su objetivo de inquietar e introducir al lector en la búsqueda de alternativas para resolver el mayor de los problemas que tiene actualmente planteados la ecología teórica: la formalización de nuevas leyes y principios que expliquen con mayor profundidad y rigor el funcionamiento de los ecosistemas. Objetivo para el que se ha de contar con la aportación inspiradora de otras ciencias.

Para tender el puente entre los conceptos, teorías o modelos que pueden considerarse clásicos, y aquellos que en el futuro probablemente constituyan el fundamento de la nueva ecología (es decir, el puente entre el "tópico" y la "magia", como ha querido el autor denominar a esos dos conjuntos de conocimientos), cuenta con dos firmes puntos de apoyo, por una parte un buen conocimiento de los tópicos, que expone con claridad y, por otra, con una meditada y bien asimilada lectura de los principales trabajos pioneros en la aplicación de hallazgos novedosos (clásicos o no) de la matemática, física y química al estudio de los ecosistemas.

Inevitablemente el autor ha tenido que usar dos niveles de lenguaje para expresar sus pensamientos; uno, que califica de elemental, cuando se refiere a los tópicos; y otro, que denomina intuitivo, cuando se refiere a lo mágico. Por intuitivo entiende el autor aquello que es menos evidente y está peor definido, que carece todavía del rigor suficiente y es impreciso, o mejor, que no está aún del todo acabado y formalizado. Deficiencias cuyo origen parece ser doble: la insuficiente formación matemática y física (particularmente) de que en general adolecen los biólogos, y la propia inmadurez y falta de estructuración de esos conocimientos.

El libro escrito por Jordi Flos es muy sugerente y, como se dijo, contiene valiosa información sobre cuáles son las vías por las que deben discurrir los ecólogos para desarrollar su disciplina en

el futuro. Además, trata de un tipo de leyes y principios generales que pueden dar respuesta a muchos procesos biológicos (micro y macroscópicos) actualmente mal conocidos, así como a fenómenos de otras ciencias; verbigracia, la economía o la sociología. Aunque se trata de lucubraciones sobre ecología teórica, lo cual en sí mismo es ya enriquecedor, en numerosas ocasiones hace el autor acertadas observaciones sobre la aplicación práctica de los conceptos, teorías y modelos que expone.

El primer capítulo se titula "Algunos procesos básicos de la naturaleza". Al considerar las nuevas perspectivas que se abren a partir del análisis de los fenómenos naturales mediante la teoría termodinámica de los procesos irreversibles lejos del equilibrio, de las estructuras disipativas, o del orden de las fluctuaciones, se advierte que estamos en el umbral del nacimiento de formulaciones que darán nuevas luces sobre fenómenos muy importantes. En el caso concreto de la evolución, por ejemplo, estas parecen opuestas a aquellas que tratan de explicar la aparición de la vida por una combinación de procesos muy improbables. Es el devenir de las teorías científicas. Una caducidad muy aleccionadora para atajar el dogmatismo científico, por desgracia no infrecuente, que rinde un flaco servicio a la ciencia, y enlentece, cuando no ciega, el camino para comprender la verdad.

Los dos capítulos siguientes versan sobre ecología trófica: la producción primaria, los productores secundarios y las redes tróficas. En ellos, como en otros apartados del texto, hace gala el autor de unas excelentes y elegantes maneras de explicar modelos en sí bastante complejos, y también de buenas cualidades didácticas, que apoya varias veces en el empleo de la analogía, como cuando trata del paralelismo existente entre los mecanismos de transporte, producción primaria y reciclaje entre los ecosistemas marino y terrestre. Una cierta vena desmitificadora –muy útil– aparece además cuando advierte sobre la importancia de evaluar la energía auxiliar que se gasta en la producción de materia orgánica, sobre todo ahora que en nuestro país está cobrando tanto auge la acuicultura.

El cuarto capítulo está dedicado a la diversidad. Y el libro concluye con un apéndice consagrado a la explicación del concepto de derivada para no matemáticos.

En varios apartados del libro se encuentran referencias sobre la aplicación de modelos ecológicos, más o menos perfilados, para explicar la evolución de la historia de la humanidad. Hay en ellos ideas bastante sugerentes, porque sin duda esos modelos pueden dar alguna razón de los cambios que se han producido a lo largo del desarrollo de las culturas humanas, pero, como el autor es consciente, es preciso aplicar dichas modelizaciones en este campo con la debida prudencia y dentro de unos límites. Entre otras razones porque los métodos de la ciencia experimental no son suficientes, ni del todo adecuados, para explicar la historia cuyo sujeto es un ser libre.

Este libro es, por tanto, un conjunto de lucubraciones científicas bien fundamentadas que, partiendo de lo clásico y realizadas sobre una amplia y buena selección de temas, se proyecta hacia adelante; tratando, con amenidad y hondura, sobre los fundamentos posibles de la ecología del futuro y sobre problemas del ámbito general de la ciencia contemporánea. Resulta un texto formativo y de utilidad no sólo para los alumnos que hayan de cursar esta asignatura, sino también para cuantos tengan inquietudes científicas. En él se recogen muchas y prometedoras perspectivas que, posiblemente, han sido recopiladas, ordenadas y, en cierta medida, estructuradas por primera vez. (A. G.)

HISTORIA DE LOS ANIMALES, por Claudio Eliano. Introducción, traducción y notas por José María Díaz-Regañón López. Biblioteca Clásica Gredos; Madrid, 1984. Se trata de la primera traducción al español de la *Historia de los Animales,* obra importante para el estudio de los conocimientos científicos y precientíficos de los antiguos sobre el mundo animal, así como, también, desde el punto de vista literario y filosófico.

En su "Introducción", Díaz-Regañón orienta al lector sobre el ambiente en que vivió este romano del s. II d.C., del círculo de la emperatriz Jilia Domna, que escribió en griego ésta y otras obras, sobre todo la *Varia Historia,* de tipo entre edificante y popular. Eliano sigue en términos generales la ideología de los estoicos, pero ésta, como anteriormente la de los cínicos, se difundió no sólo en tratados propiamente filosóficos, sino también en obras que trataban de alcanzar a un público más vasto. Obras que unían de una manera deshilvanada anécdotas diversas, relatos de Historia Natural más o menos fantástica, novelitas, fábulas: los límites son muy difíciles de trazar, o, por mejor decir, inexistentes. A este género, con un centro puesto en los temas relativos a los animales, pertenece la obra que comentamos.

No están aclaradas totalmente las fuentes de Eliano. Por diversos caminos vienen a veces de una obra tan importante como la "Historia de los Animales" de Aristóteles de la que la nuestra es, en cierto modo, una versión "aggiornata", al gusto del público lector del s. II d. C. y dentro de la literatura de divulgación con que las escuelas filosóficas trataban de influirlo. En definitiva, Eliano parece que parte de una compilación de a mediados del s. I d. C., que tiene fuentes numerosas: de los escoliastas de Homero a Heródoto, autores helenísticos diversos, fabulistas, etc. Sin duda el propio Eliano añade o retoca. A veces la fuente última es un misterio, así la etiología del moño de la abubilla en XVI 5, que recuerda una fábula de Aristófanes, pero con ambiente indio.

A este prólogo podrían hacérsele algunas observaciones, añadiendo datos como que la fábula del águila agradecida viene de Estesícoro o la del asno y la serpiente de Ibico: un estudio en profundidad de Eliano podría revelar, sin duda, otras fuentes antiguas. En cambio, se insiste demasiado, pienso, en las *Historias Milesias* como fuente. Hay, ciertamente, material común, como lo hay común con el *Physiologus* y, por supuesto, con las colecciones de fábulas. Pero se trata más bien de especializaciones que tendían a introducirse secundariamente, para dar homogeneidad desde distintos puntos de vista a esas antiguas colecciones mixtas de que hablamos. Entre todos estos géneros había puentes. Y así, a creencias como que el oso respeta a los cadáveres o el león teme el canto del gallo o la hiena cambia de sexo anualmente (en Eliano) responden fábulas bien conocidas. Otras veces relatos de Eliano, como el del delfín enamorado del joven, bien podrían ser calificados de fábulas y responden a fábulas como la del león enamorado o la comadreja y Afrodita.

Es muy interesante la temática estoica de muchos de los relatos de Eliano y el estudio que de ella hace nuestro autor: por ejemplo, en torno a temas como el de los dones naturales de los animales, sus ragos "humanos" (amor, inteligencia, gratitud...), la Providencia divina, etc. Evidentemente, observaciones populares, a veces recogidas en las antiguas fábulas, fueron desarrolladas dentro del ámbito de filosofías que enseñaban el culto a la Naturaleza, como la cínica y luego la estoica. Es esta una raíz muy importante

del amor y el aprecio al animal, de su calidad de modelo para los hombres, según va difundiéndose a partir de la época helenística hasta llegar a la Edad Media. Es ésta una página cultural apenas escrita y para la cual hay en Eliano datos importantes.

Por otra parte, junto a idealizaciones, errores y cosas pintorescas, y aun absurdas, escritas en un estilo simple y que hace fácil la lectura, Eliano recoge observaciones agudas y ciertas sobre los hábitos de una serie de animales, como se nos dice también en la "Introducción". Da datos sobre el parasitismo animal y vegetal, sobre los hábitos de los cazones para proteger a sus crías, sobre diversos venenos, sobre el arte de la pesca, sobre la fabricación de harina de pescado, etc.

La traducción de este autor no es sencilla. Como saben todos los que han trabajado sobre escritos antiguos relativos a botánica o zoología, entre otras especialidades, la identificación de los nombres antiguos, que a veces responden a varias especies y a veces se nos transmiten sin datos suficientes, es con frecuencia problemática. Nuestro traductor ha hecho un verdadero esfuerzo de documentación y conoce, en todo caso, el estado actual de la investigación en este terreno.

Para facilitar la lectura, las distintas historias van encabezadas con pequeños resúmenes ("Las serpientes de la India", "Los gansos del Capitolio ahuyentan a los celtas", "Los perros de Jantipo", etc.). Estos resúmenes se recogen en las "Sinopsis" que encabezan cada libro, con lo que la obra es de fácil acceso. Queda por decir que la traducción es fiel y está escrita en un lenguaje fácil y cuidado al propio tiempo.

El libro, en suma, se recomienda por aquello que conserva del estudio de los animales por los antiguos y también por sus curiosidades y fantasías, que a veces han perdurado largamente como creencias. Por otra parte, la obra de Eliano es un curioso resto de los géneros antológicos, de origen helenístico, que mezclaban elementos que luego se clasificaron en géneros diferentes que van de la fábula y la novela al tratado científico. Se trata de literatura popular que sus autores utilizaban para difundir, de paso, sus ideas. Teniendo todo esto presente para darnos cuenta de ante qué obra nos hallamos, puede leerse todavía con agrado. En la Edad Media y la época del Humanismo fue bien conocida y Díaz-Regañón ha prestado un buen servicio al presentarla al público de hoy dentro de esa benemérita serie que publica Gredos. (F. R. A.)

Bibliografía

Los lectores interesados en una mayor profundización de los temas expuestos pueden consultar los trabajos siguientes:

SUSPENSION DE LA PRODUCCION DE MATERIAL FISIONABLE

CONTROLLING THE SOURCE: VERIFICATION OF A CUTOFF IN THE PRODUCTION OF PLUTONIUM AND HIGHLY ENRICHED URANIUM FOR NUCLEAR WEAPONS. Frank von Hippel y Barbara G. Levi. Informe n.° PU/CEES 167, Center for Energy and Environmental Studies, Princeton University; 1984.

US AND SOVIET STOCKPILES OF FISSILE MATERIALS. Frank von Hippel, David Albright y Barbara G. Levi. Informe n.° PU/CEES 168, Center for Energy and Environmental Studies, Princeton University; 1984.

HELIOSISMOLOGIA

SOLAR ROTATION. R. F. Howard en *Annual Review of Astronomy and Astrophysics,* vol. 22, págs. 131-155; 1984.

SEISMOLOGY OF THE SUN. J. Christensen-Dalsgaard, D. O. Gough y J. Toomre en *Science.* En prensa.

SOLAR WAVES AND OSCILLATIONS. T. M. Brown, B. W. Mihalas y E. J. Rhodes, Jr., en *Physicis of the Sun,* dirigido por P. A. Sturrock, T. E. Holzer, D. Mihalas y R. K. Ulrich. D. Reidel Publishing Co. En prensa.

OLIGOSACARINAS

STRUCTURE AND FUNCTION OF THE PRIMARY CELL WALLS OF PLANTS. Michael McNeil, Alan G. Darvill, Stephen C. Fry y Peter Albersheim en *Annual Review of Biochemistry,* vol. 53, págs. 625-663; 1984.

MANIPULATION OF THE MORPHOGENETIC PATHWAYS OF TOBACCO EXPLANTS BY OLIGOSACCHARINS. Kiem Tran Thanh Van, Patrick Toubart, Alain Cousson, Alan G. Darvill, David J. Gollin, Paulanne Chelf y Peter Albersheim en *Nature,* vol. 314, n.° 6012, pág. 615-617; 18 de abril de 1985.

ORGANIZACION COMPARTIMENTADA DEL APARATO DE GOLGI

INTERCOMPARTMENTAL TRANSPORT IN THE GOLGI COMPLEX IS A DISSOCIATIVE PROCESS: FACILE TRANSFER OF MEMBRANE PROTEIN BETWEEN TWO GOLGI POPULATIONS. James E. Rothman, Ronald L. Miller y Lenore J. Urbani en *The Journal of Cell Biology,* vol. 99, n.° 1, parte 1.ª, págs. 260-271; julio, 1984.

ATTACHMENT OF TERMINAL N-ACETYLGLUCOSAMINE TO ASPARAGINELINKED OLIGOSACCHARIDES OCCURS IN THE CENTRAL CISTERNAE OF THE GOLGI STACK. William G. Dunphy, Ruud Brands y James E. Rothman en *Cell,* vol. 40, n.° 2, págs. 463-472; febrero, 1985.

CATALIZADORES BIMETALICOS

SUPPORTED "BIMETALLIC CLUSTER" CATALYSTS. J. H. Sinfelt en *Journal of Catalysis,* vol. 29, n.° 2, págs. 308-315; mayo, 1973.

CATALYSIS BY ALLOYS AND BIMETALLIC CLUSTERS. John H. Sinfelt en *Accounts of Chemical Research,* vol. 10, n.° 1, págs. 15-20; enero, 1977.

BIMETALLIC CATALYSIS: DISCOVERIES, CONCEPTS, AND APPLICATIONS. John H. Sinfelt. John Wiley & Sons, Inc., 1983.

UNA ARAÑA SALTADORA QUE TEJE

THE PRINCIPAL EYES OF A JUMPING SPIDER HAVE A TELEPHOTO COMPONENT. David S. Williams y Peter McIntyre en *Nature,* vol. 288, n.° 5791, págs. 578-580; 11 de diciembre de 1980.

THE BIOLOGY OF *PORTIA FIMBRIATA*, A WEB-BUILDING JUMPING SPIDER (ARANEAE, SALTICIDAE) FROM QUEENSLAND: INTRASPECIFIC INTERACTIONS. R. R. Jackson en *Journal of Zoology.* En prensa.

LAPSUS LINGUAE

COVERT FORMULATION AND EDITING OF ANOMALIES IN SPEECH PRODUCTION: EVIDENCE FROM EXPERIMENTALLY ELICITED SLIPS OF THE TONGUE. Michael T. Motley, Carl T. Camden y Bernard J. Baars en *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior,* vol. 21, n.° 5, págs. 578-594; octubre, 1982.

EXPERIMENTAL VERBAL SLIP STUDIES: A REVIEW AND AN EDITING MODEL OF LANGUAGE ENCODING. Michael T. Motley, Bernard J. Baars y Carl T. Camden en *Communication Monographs,* vol. 50, n.° 2, págs. 79-101; junio, 1983.

COMPORTAMIENTO CROMOSOMICO

GENETIC CONTROL OF CHROMOSOME PAIRING IN WHEAT. E. R. Sears en *Ann. Rev. Genet.,* vol. 10, págs. 31-51; 1976.

INTERACTION BETWEEN RYE B-CHROMOSOMES AND WHEAT GENETIC SYSTEMS CONTROLLING HOMOEOLOGOUS PAIRING. C. Romero y J. R. Lacadena en *Chromosoma,* vol. 80, págs. 33-48; 1980.

GENETICA. J. R. Lacadena. Ed. AGESA; Madrid, 1981.

SUPRACHROMOSOMAL ORGANIZATION: CYTOGENETICAL RATIONALE AND EXPERIMENTAL EVIDENCE. J. R. Lacadena, B. Jódar y E. Ferrer en *Kew Chromosome Conference II,* dirigido por P. A. Brandham y M. D. Bennett, págs. 81-90. George Allen & Unwin; Londres, 1983.

NUCLEOLAR ORGANIZER ACTIVITY IN WHEAT, RYE AND DERIVATIVES ANALYZED BY A SILVER-STAINING PROCEDURE. M. C. Cermeño, J. Orellana, J. L. Santos y J. R. Lacadena en *Chromosoma,* vol. 89, págs. 370-376; 1984.

NUCLEOLAR ORGANIZER ACTIVITY AND COMPETITION IN THE GENUS *AEGILOPS.* M. C. Cermeño, J. Orellana, J. L. Santos y J. R. Lacadena en *Heredity,* vol. 53, págs. 603-611; 1984.

JUEGOS DE ORDENADOR

STRUCTURE AND INTERPRETATION OF COMPUTER PROGRAMS. Harold Abelson, Gerald Jay Sussman y Julie Sussman. The MIT Press, 1985.

HARDWARE/SOFTWARE TRADE-OFFS FOR BITMAP GRAPHICS ON THE BLIT. Rob Pike, Bart Locanthi y John Reiser en *Software—Practice and Experience,* vol. 15, n.° 2, págs. 131-151; febrero, 1985.

TALLER Y LABORATORIO

STREAM MEANDERS ON A SMOOTH HYDROPHOBIC SURFACE. Takeo Nakagawa y John C. Scott en *Journal of Fluid Mechanics,* vol. 149, págs. 89-99; diciembre, 1984.

ON THE ABILITY OF DROPS OR BUBBLES TO STICK TO NON-HORIZONTAL SURFACES OF SOLIDS, PART 2: SMALL DROPS OR BUBBLES HAVING CONTACT ANGLES OF ARBITRARY SIZE. E. B. Dussan V. en *Journal of Fluid Mechanics,* vol. 151, págs. 1-20; 1985.